



Université du Québec
à Rimouski

**COMPOSITION, DISTRIBUTION SPATIALE ET STRUCTURE TROPHIQUE DE
LA COMMUNAUTÉ ZOOPLANCTONIQUE DANS LE GOLFE SAN JORGE EN
PATAGONIE ARGENTINE**

Mémoire présentée

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ELOÍSA MARIANA GIMÉNEZ

[Février 2018]

Composition du jury :

Jean-Claude Brêthes, président du jury, UQAR/ISMER, Rimouski

Gesche Winkler, directeur de recherche, UQAR/ISMER, Rimouski

Gustavo Ferreyra, codirecteur de recherche, UQAR/ISMER, Rimouski

Mónica Hoffmeyer, codirecteur de recherche, IADO/CONICET, Bahía Blanca

Stephane Plourde, examinateur externe, Institut Maurice-Lamontagne, Mont Joli

Dépôt initial le 14 août 2017

Dépôt final le 19 février 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

[Libres son quienes crean, no
quienes copian, y libres son quienes
piensan, no quienes obedecen.
Enseñar, es enseñar a dudar (Eduardo
Galeano)]

REMERCIEMENTS

C'est dans un état de gratitude immense que j'offre mes remerciements aux personnes qui m'ont soutenue et accompagnée tout au long de ce processus d'études jusqu'à l'aboutissement complet de mon mémoire de maîtrise que je présente ici avec grande fierté. Merci tout d'abord à tous ceux et celles avec qui j'ai eu le plaisir de travailler et qui m'ont accompagnée avec loyauté, confiance, sincérité et générosité. Vous avez été une grande source d'inspiration et de réconfort et cela m'a permis d'aller au bout de cet accomplissement, de ce voyage académique, avec motivation et détermination.

Je tiens à remercier chaleureusement ma directrice, Gesche Winkler, et mes codirecteurs, Gustavo Ferreyra et Mónica Hoffmeyer. Vos grandes qualités humaines, comme votre compréhension, votre humour exceptionnel et si nécessaire, vos précieux conseils et votre foi en moi, m'ont apporté une guidance extraordinaire à chaque étape de ce cheminement. Merci, Gesche, pour les suggestions pertinentes, ta transparence et l'encadrement considérable que tu m'as offert. Merci aussi pour le partage de tes connaissances, pour l'amour que tu portes à ce métier et que tu as si bien su me faire voir et me transmettre. Je veux aussi souligner le support constant et remarquable de Gus qui, à travers les conseils éclairants, m'a apporté un franc soutien moral, me guidant avec une constance impeccable, tant dans la sphère académique que dans les autres aspects de la vie. Merci de m'avoir fait don de ta confiance en me proposant ce projet. Puis, merci Irene Schloss, « tíá Ire », qui a joué des rôles multiples lors des dernières années ; ta présence et ton investissement ont été primordiaux.

Je tiens également à remercier Jean-Claude Brêthes d'avoir accepté d'être président du jury. Je remercie également tous les membres du jury d'avoir accepté de lire ce travail, spécialement à Stéphane Plourde de s'être intéressé à cette étude sur le golfe San Jorge.

C'est en tant que récipiendaire d'une bourse de maîtrise ainsi qu'une formation approfondie en français du programme BEC.AR que je tiens à remercier le gouvernement argentin pour son soutien financier.

Un merci plus que spécial à mes parents, Graciela et Ricardo. Sans eux, bien évidemment, je ne serais pas allée aussi loin dans la vie. Ils ont su mettre les conditions, par leurs encouragements et la confiance qu'ils me portent, pour que je puisse aller au bout de mes projets, même si cela impliquait de quitter famille et amis(es) pour aller vivre et étudier au Canada pendant deux ans. Merci maman d'avoir autant insisté (et presque obligé) à suivre des cours de langue française quand j'étais à l'école : voilà les fruits que tu récoltes de ton initiative. Puis, à mes frères Julián et Facundo, merci de m'avoir soutenue à différents moments de ce voyage intellectuel et émotionnel. À mes grand-mères : merci pour vos sages conseils et pour votre appui transcendantal. À ma petite nièce Julita pour le bonheur qu'elle me donne. À ma chère tante Marta, merci beaucoup de tes corrections et de ton soutien continu.

Ensuite, inmanquablement, je souhaite remercier toute la communauté de l'ISMER (quel endroit formidable !). Merci aux autorités et à tout le personnel de soutien : Ariane Plourde, Karine Lemarchand, Martine Belzile (un grand merci en couleurs à toi pour ta patience et ton humour si délicieux et apprécié chaque jour). Brigitte Dubé, Marielle Lepage et Nancy Lavernage ; merci de votre bienveillance constante. Merci aux techniciens et un merci tout spécial à Mathieu Babin pour les analyses des isotopes stables. Un gros merci à « mi amiga » Valérie Massé-Beaulne pour les analyses des isotopes stables de la matière organique particulière et pour son aide et sa bonne volonté continuelle. Pour les formations et les aspects plus techniques pratiques, je tiens à remercier Pascal Rioux, Pascal Guillot, Dominique Lavalée, James Caveen, Nathalie Gauthier et Gilles Desmeules (merci pour ta bonne humeur chronique). Merci à tous les professeurs exemplaires des cours que j'ai suivis. Parmi eux, j'aimerais spécialement remercier Alain Caron pour ses conseils-statistiques. Merci aux copains NEMO ; vous êtes un groupe extraordinaire ! On a bien su s'amuser, rire et se supporter mutuellement. Cela a permis d'intégrer un peu de

douceur et de folie à travers tout ce processus de travail ardu tant dans les cours qu'au laboratoire. Merci aux collègues des laboratoires du zooplancton et benthos pour les heures, les aides et les musiques partagées.

Merci aussi au service des bourses de l'UQAR de m'avoir permis de suivre la formation de taxonomie du zooplancton à l'INIDEP (Institut National de Recherche et de Développement de la Pêche), Argentine. Je remercie au regroupement Québec Océan d'avoir rendu possible ma participation à l'assemblée générale annuelle de Québec-Océan (2015 et 2016).

Merci à l'Université de Buenos Aires (la UBA) qui m'a permis la réalisation de ma formation universitaire grâce à laquelle j'ai pu poursuivre mes études jusqu'au couronnement d'une maîtrise. Je tiens à remercier aussi les chercheurs, les professeurs (spécialement à Martin Ehrlich), les collègues et les amis(es) de cette université pour les cours, les formations, les travaux de terrain et les heures d'étude partagés.

J'aimerais remercier le laboratoire du zooplancton de l'INIDEP (Carla Derisio, Brenda Temperoni, Georgina Cepeda et María Delia Viñas) qui m'ont facilité l'énorme tâche de l'identification dans un environnement de travail formidable.

Comment pourrais-je oublier de souligner le beau et très nécessaire travail de mes professeures de français?! Nathalie, Claudie et Odile (plus qu'une professeure : une amie, une « matante Odile ») : franchement merci! Sans votre aide, ce mémoire n'aurait pas été possible, bien certainement.

Un gros merci aux colocs (Gigi, Léo, Kev, Jérem, Marie, Cam et Fred) pour cette expérience de vie commune très agréable, pleine de bonheur, de sourires, de blagues insolites et désopilantes, d'accompagnement, de confidences et tellement plus encore. Votre épaulement et votre compréhension ont été un baume de douceur pour moi lors des derniers mois « full folle » de rédaction! Merci aussi à toi "Lavie" !

Geneviève, moi et les « papillons », nous te remercions énormément pour ton support et tes encouragements continuels et de manière inconditionnelle. Phylou ; un énorme merci à toi aussi. Tu as été un pilier dans plein de mémorables moments lors de mon cheminement sur le sol québécois.

Finalement, un gros merci à la bande de l'Argentine et « latina » de Rimouski, notamment Ari, Juli, Mai et Xime, merci pour tout : aide, soutien et compagnie. Quelle belle équipe on a formée ! Jesi, Nacho et Licho, merci pour votre bonheur contagieux, pour vos conseils, vos sourires et votre présence extraordinaire. Mari et Santi : ¡gracias por todo! Tomi (p.p.) merci pour ta présence, malgré la distance, et ta patience : je t'aime ! Adri, compañera de aventuras. Te adoro latinamente !

AVANT-PROPOS

Ce projet de recherche sur la structure de la communauté zooplanctonique dans le golfe San Jorge s'insère dans le cadre du Projet MARES (MARine ecosystem health of the San Jorge Gulf : Present status and RESilience capacity) qui fait partie d'un programme plus vaste intitulé PROMESse (Programme multidisciplinaire de recherche en océanographie pour l'étude de l'écosystème et de la géologie marine du golfe San Jorge et de la côte des provinces de Chubut et de Santa Cruz). Ce projet multidisciplinaire vise à établir une ligne de base sur les connaissances de l'écosystème marin et de la géologie dans le golfe San Jorge en Patagonie argentine, qui représente une région de grand intérêt économique et par conséquent très exposée aux impacts d'origine anthropique. D'ici l'importance d'approfondir ces connaissances afin de développer une exploitation durable de ressources naturelles telles que la pêche et l'exploitation des hydrocarbures extracôtiers. PROMESse est le résultat d'un accord binational entre le ministère de la Science et de la Technologie, la Province du Chubut et le Conseil national de la recherche du côté argentin, et l'Université du Québec à Rimouski / l'Institut des sciences de la mer (UQAR/ISMER) de la part du Canada, dans lequel différentes institutions des deux pays ont aussi participé. Dans ce contexte, j'ai obtenu une bourse du programme BEC.AR du gouvernement argentin pour poursuivre mes études de maîtrise en océanographie à l'UQAR/ISMER. Pour la présentation écrite de mon devis de recherche j'ai eu une reconnaissance comme troisième meilleur devis écrit, donné par le Comité des programmes en océanographie de l'ISMER. Je voudrais également souligner l'aide financière reçue du Service aux Étudiants de l'UQAR pour faire une formation de courte durée en taxonomie du zooplancton de l'Océan Atlantique sud à l'Institut National de Recherche et de Développement de la Pêche (INIDEP) en Argentine. Cette expérience m'a permis de rendre possible la tâche de l'identification des espèces zooplanctoniques du golfe San Jorge, de confirmer avec certitude la détermination des différents stades de vie des espèces les plus importantes,

ainsi que de faire des échanges afin d'élargir les collaborations futures avec des chercheurs d'Argentine. Je voudrais souligner aussi l'aide financière du regroupement Québec Océan pour leur soutien à ma participation à l'assemblée générale annuelle de Québec-Océan (2015 et 2016) ainsi que le financement des analyses d'isotopes stables par le programme CRSNG découverte de G. Winkler.

Les résultats de ce projet ont été présentés dans les événements scientifiques suivants :

Giménez, E., «Zooplankton community composition, distribution and trophic structure in the San Jorge Gulf during austral summer». Conference. Mars 2017. *Workshop on the PROMESse project: results and opportunities*. Rimouski, Québec.

Giménez, E., Winkler, G., Ferreyra, G., « Biodiversité, structure spatiale et trophique de la communauté zooplanctonique dans le Golfe San Jorge en Patagonie argentine ». Affiche. Novembre 2016. *Assemblée Générale Annuelle Québec Océan*, Rimouski, Québec.

Bravo, G., Flores Melo, X., Giménez, E., Kaminsky, J., Klotz, P., Nocera, A., Latorre, M., « Naviguons dans le golfe San Jorge, Patagonie Argentine ». Kiosque avec des affiches et de l'information audiovisuel. Mars 2016. *Colloque La nature dans tous ses états*, UQAR, Rimouski, Québec.

Giménez, E., Winkler, G., Ferreyra, G., Hoffmeyer, M., « Structure de la communauté et distribution spatiale du zooplancton dans le Golfe San Jorge et dans la zone du talus continental en Patagonie argentine ». Affiche. Novembre 2015. *Assemblée Générale Annuelle Québec Océan*, Québec, Québec.

Les principaux résultats de recherche seront publiés dans le journal scientifique *Oceanography* avec l'ensemble des résultats du PROMESse.

RÉSUMÉ

L'hétérogénéité dans la composition et dans la distribution spatiale du zooplancton, liées aux conditions environnementales, influence sa biodiversité et par conséquent complexifie la dynamique trophique dans la communauté. Le but central de cette recherche est de caractériser la composition, la distribution spatiale et la structure trophique au niveau du zooplancton dans le golfe San Jorge (GSJ, 45° - 47° S, océan Atlantique Sud-Ouest) pendant la période d'été austral. Les objectifs spécifiques étaient premièrement d'identifier la structure des masses d'eau dans le GSJ et de décrire la composition, l'abondance, la biomasse et les assemblages des espèces présentes, ainsi que d'explorer leurs relations avec des conditions environnementales. Deuxièmement, il s'agissait de décrire la structure du réseau trophique zooplanctonique du GSJ, d'identifier les sources de carbone et d'évaluer le régime alimentaire des taxons dominants qui le composent. L'échantillonnage correspondait à une grille de 14 stations couvrant la plupart du GSJ, réalisé en février 2014 à bord du *N/R Coriolis II*. Les hypothèses essayées étaient : 1) trois assemblages zooplanctoniques sont présents dans le GSJ, reliés à trois zones hydrographiques supposées distinctes (le nord, le centre et le sud) et 2) les différences environnementales dans ces trois zones supposées sont reflétées dans la variabilité de la structure trophique du GSJ. Cependant, l'analyse des informations recueillies sur la température, la chlorophylle *a* et la stratification de la colonne d'eau ont permis d'identifier deux zones : le nord-centre (stratifié) et le sud (température de surface plus froide, non stratifié) du GSJ. En coïncidence, nous avons trouvé deux assemblages différents de zooplancton dans ces deux masses d'eau distinctes. Il existe une distribution et composition hétérogène liée à l'environnement. Les valeurs des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) ont permis de définir trois principales guildes trophiques : les herbivores, les omnivores et les carnivores. Un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ dans l'axe nord - sud a également été observé dans la majorité des composants du réseau trophique. Cette nette variabilité a été identifiée par la première fois dans la région. Les résultats obtenus grâce à ce mémoire de maîtrise permettront une meilleure compréhension du fonctionnement écosystémique global du GSJ en relation avec les conditions environnementales.

Mots clés : zooplancton, golfe San Jorge, plateau continental argentin, distribution spatiale, assemblages, conditions environnementales, structure trophique, isotopes stables.

ABSTRACT

Zooplankton plays a major role in marine ecosystems and food webs. Zooplankton community dynamics are complex due to spatial heterogeneity and diversity in species composition, which are influenced by environmental conditions. The goal of this study was to characterize the composition, spatial distribution and trophic structure of zooplankton in the San Jorge Gulf (SJG, 45° - 47° S, Southwestern Atlantic Ocean) during the austral summer. The specific objectives were the following. First, to characterize the structure of water masses in the SJG and to describe the composition, abundance, biomass and zooplankton assemblages in relation to environmental conditions. Second, to describe the structure of the zooplankton food web of the SJG, to identify its carbon sources, and to determine trophic levels of zooplankton taxa. Sampling was performed on a grid of 14 stations throughout the SJG during February 2014, on board the *R/V Coriolis II*. The hypotheses were: 1) three zooplankton assemblages are present in the SJG, according to three different putative hydrographic zones (North, Center and South) and 2) environmental differences in the three expected zones correlate to the variability of the trophic structure of the SJG. The temperature, chlorophyll *a* and stratification of the water column distinguished only two zones: a North/Center stratified zone, and the Southern zone, unstratified and with colder surface temperature. Two different assemblages of zooplankton were found in these two zones that differ in their environmental conditions. The stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) allowed the definition of three main trophic guilds: the herbivores, the omnivores and the carnivores. A general enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ observed from the Northern to the Southern zones in most food web components might reflect different sources of carbon. The results of this master's thesis offer new perspectives on the composition, distribution, dynamics and structure of the zooplankton food web that contributes towards a better understanding of the ecosystem functioning in the SJG and how it relates to environmental conditions.

Key words: zooplankton, San Jorge Gulf, Argentine continental shelf, spatial distribution, assemblages, environmental conditions, trophic structure, stable isotopes.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS	xiv
RÉSUMÉ	xvii
ABSTRACT.....	xix
TABLE DES MATIÈRES	xxi
LISTE DES TABLEAUX	xxiii
LISTE DES FIGURES	xxvi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 Zooplankton community composition, spatial distribution and trophic structure in the San Jorge Gulf (45°-47°S, SW atlantic ocean)	10
RÉSUMÉ	10
ABSTRACT	12
1.1 INTRODUCTION	14
1.2 MATERIALS AND METHODS	19
1.2.1 Study area.....	19
1.2.2 Sample collection.....	20
1.2.2.1 Environmental parameters	21
1.2.2.2 Zooplankton sampling and identification	22
1.2.3 Stable isotopes analyses	24
1.2.3.1 Samples processing.....	24
1.2.3.2 Trophic level	25

1.2.4	Data analyses	26
1.2.4.1	Univariate analyses.....	26
1.2.4.2	Multivariate analyses.....	27
1.3	RESULTS.....	28
1.3.1	Environmental parameters.....	28
1.3.2	Zooplankton community structure	32
1.3.3	Zooplankton food web structure.....	39
1.4	DISCUSSION.....	45
1.4.1	Environmental conditions.....	45
1.4.2	Zooplankton community structure and spatial distribution.....	46
1.4.3	Zooplankton community with respect to environmental conditions	47
1.4.4	Zooplankton abundance, biomass and composition.....	48
1.4.5	Zooplankton food web structure.....	51
CONCLUSION GÉNÉRALE		59
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES		71
ANNEXES		I

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Station description and environmental data (mean surface and bottom temperature, chlorophyll <i>a</i> (Chl <i>a</i>) and Brunt-Väissälä frequency (VAIS)) recorded during summer in the San Jorge Gulf. N = North; C = Center; S = South; SD= standard deviation.....	29
Table 2: PCA ordination of environmental variables that defined differences in water properties among the various zones of the San Jorge Gulf. Entries are eigenvalues of the correlation matrix between the normalized environmental values and the PC1 and PC2. Environmental parameters contributing most to axis placement and consequent ordination are in bold.....	32
Table 3: Analysis of similarity (ANOSIM) showing pairwise comparisons performed to test for significant differences in water masses properties of zones of San Jorge Gulf during austral summer. Global R = 0.281, p = 0.021.....	32
Table 4: Means and (ranges) of depth-integrated abundance (ind. m ⁻²) and biomass (mg m ⁻²) of most important zooplankton taxa within the Northern, Central and Southern assemblages of the San Jorge Gulf. Individuals were collected with a 243 µm mesh size in February 2014. “Copepodite” represents developmental stages of <i>Ctenocalanus vanus</i> , <i>Paracalanus parvus</i> and <i>Clausocalanus brevipes</i> , SD: standard deviation.....	35
Table 5: Analysis of similarity (ANOSIM) showing pairwise comparisons performed to test for significant differences in zooplankton assemblages of three geographic zones of San Jorge Gulf during austral summer. Global R = 0.569, p = 0.002.....	37
Table 6: Similarity percentages (SIMPER) analysis showing major zooplankton contributors to the average similarity within and to the average dissimilarity between both assemblages (North/Center and South) in the San Jorge Gulf during summer. Copepodites stages correspond to species <i>Ctenocalanus vanus</i> , <i>Clausocalanus brevipes</i> and <i>Paracalanus parvus</i>	39
Table 7: Spearman rank correlation of environmental parameters and zooplankton assemblages in the San Jorge Gulf (BIOENV analysis).....	40

Table 8: Mean \pm standard error of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of major components of zooplankton community of the San Jorge Gulf in the North, the Center and the South. From 1 to 4 replicates per zone were available. n = number of replicates. Copepodites = development stages of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus forcipatus* and *Paracalanus parvus*. POM = particulate organic matter.....43

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Three *a priori* defined hydrographic zones, Northern, Central and Southern, of the San Jorge Gulf according to according to Cucchi Colleoni and Carreto (2001), Louge et al.(2004), Palma and Matano (2012) and Glembocki et al. (2015)..... 20
- Figure 2: Zooplankton stations sampled in the San Jorge Gulf in February 2014 on board the *R/V Coriolis II*. Black circles represent stations where samples of environmental parameters and zooplankton (243 μm mesh size) were collected. Red dots indicate stations where stable isotopes analyses were performed. X indicates stations where no zooplankton samples were available. Bathymetry was adapted from Chart H-365 from the National Hydrographic Survey of Argentina 21
- Figure 3: Density (Sigma-T, kg m^{-3}) and Brunt-Väisälä frequency (VAIS; sec^{-1}) profiles representative for stations located at the a) Northern (G06), b) Central (G09) and c) Southern (G11) zones of the San Jorge Gulf during austral summer 2014..... 30
- Figure 4: Principal Components Analysis (PCA) showing the ordination space of the correlations of environmental variables (surface and bottom temperature, integrated chlorophyll *a* and stratification) with the first two axes (PC1 and PC2). C = Central zone; N = Northern zone; S = Southern zone. Tsur = surface temperature, T bott = bottom temperature, Chl *a* = chlorophyll integrated over the water column 31
- Figure 5: Relative contribution of major taxa in the SJG of zooplankton community. Cvan: *Ctenocalanus vanus*; Cop: copepodites of *C. vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus focripatus* and *Paracalanus parvus*; Dfor: *D. forcipatus*; Ppar: *P. parvus*; Aton: *Acartia tonsa*; Cal: Calanidae family (*Calanus australis* and *Calanoides carinatus*); Oiko: *Oikopleura* sp.; Others: other zooplankton taxonomic groups 33
- Figure 6: Total abundance (ind. m^{-2}) (a) and total biomass (mg m^{-2}) (b) for zooplankton community in 3 putative geographic zones of San Jorge Gulf during austral summer. Medians, first (25%) and third (75%) quartiles are represented 35

- Figure 7: The zooplankton assemblages of 14 stations of the San Jorge Gulf divided into 3 geographic zones, North (N), Center (C) and South (S) shown by non-metric multidimensional scaling (nMDS).....36
- Figure 8: Abundance (ind. m⁻²) (a) and biomass (mg DW m⁻²) (b) of zooplankton community in 14 stations of San Jorge Gulf during austral summer. « Copepodite » represents copepodites stages of *C. vanus*, *C. brevipes* and *P. parvus*. Northern zone: G04, G05, G06, G07, G15 and G16; Central zone: G01, G09, G14, SF14; Southern zone: G10, G11, G12, G13.....37
- Figure 9: Pielou's evenness and Shannon-Wiener biodiversity indices for the Northern/Central zone (N-C) and the Southern-one (S) of the San Jorge Gulf during austral summer. Error bars represent standard errors39
- Figure 10: Surface and bottom $\delta^{13}\text{C}$ (a, b) and $\delta^{15}\text{N}$ values (c, d) of particulate organic matter for Northern (N), Central (C) and Southern (S) zones of the San Jorge Gulf. Different letters indicate significant differences in isotopic ratios of carbon and nitrogen among zones. Error bars show standard errors40
- Figure 11: Biplots of stable isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the main components of the zooplankton community in the Northern, Central and Southern zones of the San Jorge Gulf during austral summer. Error bars indicates +/- standard errors. The $\delta^{13}\text{C}$ on the x-axis reflect potential carbon sources, while the $\delta^{15}\text{N}$ values in the y-axis shows the taxonomic position. POM: particulate organic matter; Copepodite: development stages of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Paracalanus parvus* and *Drepanopus forcipatus*; Euph: euphausiids.....43
- Figure 12: Mean trophic levels (TLs) for copepods (a) and euphausiids (b) in the San Jorge Gulf. Different letters indicate significant differences in mean TLs among zones. Error bars represent standard errors44
- Figure 13: Mean trophic levels of copepods, chaetognaths and appendicularians for the three zones (Northern, Central and Southern) of San Jorge Gulf. Sagit= *Sagitta* sp.; Aton= *Acartia tonsa*; Ppar= *Paracalanus parvus*; Cop= Copepodites of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus forcipatus* and *Paracalanus parvus*; Cvan= *Ctenocalanus vanus*; Ohel= *Oithona helgolandica*; Oiko= *Oikopleura* sp.....45

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Français

GSJ	golfe San Jorge
N/R	Navire de recherche
MOP	matière organique particulaire
$\delta^{13}\text{C}$	signature isotopiques du carbone
$\delta^{15}\text{N}$	signature isotopique de l'azote
chl <i>a</i>	chlorophylle <i>a</i>
p.s.	poids sec

Anglais

SJG	San Jorge Gulf
SWAO	Southwestern Atlantic Ocean
POM	Particulate organic matter
C	Carbon
N	Nitrogen
$\delta^{13}\text{C}$	Carbon isotopic signature
$\delta^{15}\text{N}$	Nitrogen isotopic signature

xxx

R/V	Research vessel
FW	Food web
chl <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
TL	Trophic level
ANOVA	Analysis of variance
df	Degrees of freedom
nMDS	Non metric multidimensional scaling
PCA	Principal components analysis

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le zooplancton et la biodiversité

Le zooplancton habite l'ensemble de la colonne d'eau et possède une faible capacité de nage, si l'on compare avec les courants océaniques. Par conséquent, ses mouvements verticaux et sa distribution spatiale horizontale sont considérablement affectés par deux causes principales : d'une part, il est affecté par la dérive des courants et, d'autre part, sa distribution spatiale dépend de la capacité de survivre et de se reproduire dans les endroits où il dérive (Mackas et Beaugrand, 2010). Le zooplancton comprend une large gamme autant taxonomique que de tailles (Lenz, 2000). En outre, si l'on considère le cycle biologique des animaux marins, on distinguera l'holozooplancton et le merozooplancton (Márquez *et al.*, 2009). Le premier inclut des organismes planctoniques durant toute leur vie, tandis que le deuxième correspond à des organismes qui passent une partie de leur vie dans la colonne d'eau avant de changer vers une phase nectonique (ex. : les larves des poissons) ou benthique (ex. : les larves des crustacés décapodes ou des bryozoaires). En outre, parmi les organismes zooplanctoniques on retrouve des modèles de développement différents : le développement direct, comme par exemple les chaetognathes, et le développement indirect, avec une grande variété des formes de larves, tel que les copépodes qui possèdent 11 stades de développement (6 larves nauplii et 5 stades copepodites) avant devenir des copépodes adultes (Hulseman, 1991). La classification du plancton établie par Sieburth *et al.* (1978) est actuellement acceptée pour classifier le zooplancton considérant des classes de taille, selon les catégories suivantes : le nanozooplancton (2 – 20 μm ; flagellées hétérotrophes), le microzooplancton (20 – 200 μm ; ciliés, flagellées et des œufs et des premiers stades du développement des crustacés planctoniques), le mesozooplancton (200 μm – 0,2 cm ; copépodes, cladocères, cténophores, appendiculaires, chaetognathes de petite taille, larves de crustacés et des œufs

et certains larves de poissons), le macrozooplancton (2 – 20 cm ; méduses, chaetognathes de grande taille, mysidacés, amphipodes, salpes et euphausides), et dernièrement le megazooplancton (20 cm – 2 m ; principalement des méduses de grande taille). Ce mémoire s'intéresse principalement au mesozooplancton et, en second lieu, à certaines composantes du macrozooplancton. Les copépodes sont considérés comme le groupe du mesozooplancton le plus abondant dans le milieu pélagique en termes d'abondance et de biomasse ainsi que les plus importants producteurs secondaires, suivis des appendiculaires qui ont des taux de croissance élevées par rapport aux copépodes et qui peuvent contribuer de façon importante à la biomasse totale du plancton (Kiørboe, 1997 ; Hopcroft et Roff, 1998). Tel que mentionné précédemment, le zooplancton est un groupe possédant une biodiversité élevée. Ceci reste un terme très vaste, si l'on considère étant plus que la richesse spécifique, c'est-à-dire, le nombre des espèces ou de taxons présents dans une région (Clarke et Warwick, 2001). Ainsi, la biodiversité intègre aussi d'autres dimensions telles que la diversité génétique, la diversité des écosystèmes, le nombre des niveaux trophiques présents ou la variété des cycles de vie (Harper et Hawksworth, 1995).

Distribution spatiale du zooplancton

La distribution du zooplancton dans le milieu pélagique est loin d'être homogène. Elle varie dans l'espace et dans le temps à différentes échelles. Cette distribution hétérogène, qui n'est ni aléatoire ni uniforme, est devenue un sujet d'intérêt important autant sur le plan théorique que sur le plan de la stratégie d'échantillonnage. L'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales génère des variations dans la diversité des organismes, aussi comme dans les processus écologiques et biologiques à différentes échelles dans l'espace et le temps (Legendre et Fortin, 1989). Il faut tenir en compte qu'il n'y a pas qu'un seul facteur qui détermine la distribution hétérogène du zooplancton. C'est un ensemble de facteurs divers opérant à différentes échelles. À l'échelle locale, les processus biologiques (ex. : interactions trophiques et disponibilité de la nourriture) exercent une influence dominante. À grande échelle, il a été remarqué que ce

sont les conditions environnementales et les processus abiotiques qui influencent d'une façon plus marquée la distribution spatiale du zooplancton (Pinel-Alloul et Pont, 1991).

La relation entre les masses d'eau et les assemblages zooplanctoniques a été documentée dans différents environnements par plusieurs auteurs (Ward *et al.*, 2007 ; Brugnano *et al.*, 2010), qui constatent que l'hétérogénéité des conditions environnementales des masses d'eau a une influence marquée sur la composition et sur la distribution spatiale des communautés zooplanctoniques. Ces assemblages étaient corrélés avec la température, la salinité (Smooth et Hopcroft, 2016) et la stratification de la colonne d'eau (Lee *et al.*, 2005). Notamment, sur le plateau continental argentin, ces conditions environnementales ont été liées à des assemblages zooplanctoniques divers (Marrari *et al.*, 2004 ; Sabatini *et al.*, 2016). Dans un système de fronts au nord du plateau continental patagonique, premièrement la température et deuxièmement la stratification étaient inversement corrélées avec les abondances des copépodes et des appendiculaires. De plus, la chlorophylle *a* a été le principal facteur déterminant la composition et la répartition de la communauté de mesozooplancton (Spinelli, 2013). Il faut noter que le zooplancton représente la source d'alimentation primaire accessible aux autres invertébrés aquatiques des niveaux trophiques supérieurs et aux poissons (Ivanovic et Brunetti, 1994 ; Baier et Purcell, 1997). De ce fait, la distribution du zooplancton exerce une influence importante pour les zones de reproduction et de nurserie des populations de ces organismes (Spinelli *et al.*, 2012).

Le zooplancton et son importance dans le milieu pélagique

Le zooplancton occupe une position clé dans le milieu marin en créant un lien entre les producteurs primaires et les consommateurs secondaires à travers du transfert du carbone fixé par le phytoplancton (Cushing, 1984 ; Kiørboe, 1989). Le zooplancton joue également un rôle central dans la structuration des réseaux alimentaires pélagiques. La limitation des ressources (contrôle « bottom-up »), et la mortalité par prédation (« contrôle

top-down »), déterminent la dynamique et les processus au sein des communautés planctoniques (Kiørboe, 1997). En général, le zooplancton consomme le phytoplancton ainsi que la composante microbienne. La perception de l'écologie trophique du plancton marin a considérablement changé depuis les trois dernières décennies. Il est devenu évident que les réseaux trophiques pélagiques sont moins simples que l'on pensait, car ils incluent un nombre plus élevé de niveaux trophiques par rapport à ce que l'on avait cru auparavant (Pomeroy et Wiebe, 1988). Ce concept sur la dynamique planctonique reconnaît que les microorganismes phototrophes et hétérotrophes jouent un rôle substantiel et parfois dominant dans le cycle de la matière en milieu pélagique. Ce concept révèle qu'une grande fraction de la production primaire n'est pas consommée directement par les herbivores, mais qu'elle est plutôt acheminée à travers la matière organique morte avant qu'elle ne devienne disponible, par production bactérienne, pour des organismes phagotrophes (Fenchel, 1988). Par la suite, l'image classique des chaînes trophiques planctoniques reste essentiellement correcte, mais cette description est incomplète. La boucle microbienne décrite par Azam *et al.* (1983) a élargi la vision écologique des relations trophiques au milieu pélagique. Dans l'ancienne image classique, la reminéralisation est en partie due au zooplancton et la vision des relations trophiques reste linéaire. La production de matière organique dans la mer dépend du phytoplancton, principalement des diatomées et des dinoflagellés, qui sont consommés par le zooplancton. Ces organismes servent de nourriture pour les poissons planctivores et pour d'autres composantes du necton. Cette manière de coupler étroitement la production primaire et la production des poissons dans les écosystèmes marins est une vision très simple et très réduite du réseau alimentaire pélagique et des interactions trophiques (Lacroix et Danger, 2008). Cette vision a été remplacée lorsque la boucle microbienne et lorsque la grande diversité du zooplancton par rapport la forme et la fonction ont été reconnues (Fenchel, 1988). L'eau de mer contient des détritiques en suspension qui incluent la matière organique particulaire (MOP). Il s'agit, entre autres, d'un ensemble de cellules bactériennes et phytoplanctoniques vivantes, de maisons d'appendiculaires, des pelotes fécales, des restes d'organismes zooplanctoniques et d'autres composantes organiques non vivantes (Alldredge, 1976 ; Dong *et al.*, 2010). Certains

organismes tels que les petits copépodes semblent se nourrir de la MOP. Ils sont alors considérés comme détritivores (Turner, 2004). De cette manière, les régimes alimentaires et les guildes trophiques dans les communautés de zooplancton sont variés. Certains taxons peuvent se nourrir en tant que brouteurs de phytoplancton et sont donc herbivores. D'autres taxons sont carnivores, tels que les chaetognathes, certains copépodes et les larves nauplii du grand copépode *Calanus* spp., prédateurs d'une grande variété des proies (Turner, 2004 ; Sato *et al.*, 2011). D'autres groupes sont considérés comme omnivores (ex. : le copépode *Acartia* sp.), qui sont brouteurs de phytoplancton, des cyanobactéries et des protistes hétérotrophes (Turner *et al.*, 1998). Ils agissent aussi comme détritivores et carnivores, en s'alimentant de proies appartenant aux niveaux trophiques adjacents et inférieurs (Coat, 2009). Par exemple, les euphausiacés ont également été signalés comme omnivores car ils se nourrissent du phytoplancton, des dinoflagellées et d'autres sources alimentaires (Price *et al.*, 1988 ; Schmidt *et al.*, 2006). En conséquence, le zooplancton peut limiter les populations des ciliés et des flagellés dans le cas de pénurie de phytoplancton (Atkinson, 1996). Dans ce cas, une très grande variété de sources de nourriture peut favoriser certaines populations. Par exemple, le petit cyclopoïde *Oithona* sp. a été signalé comme brouteur de diatomées, de ciliés, de bactérioplancton et d'autres composantes de la boucle microbienne. Il a été également signalé comme carnivore et coprophage, en utilisant les pelotes fécales des herbivores comme source de nourriture (González et Smetacek, 1994 ; Castellani *et al.*, 2005 ; Iversen et Poulsen, 2007). Par conséquent, l'omnivorie dans les organismes planctoniques, y compris les espèces de la boucle microbienne dans les études des réseaux trophiques planctoniques, est en train d'améliorer la compréhension du recyclage de la matière organique des agrégats incluant le détritus et les pelotes fécales ainsi que le transfert des nutriments aux niveaux trophiques supérieurs (Lacroix et Danger, 2008 ; Pond et Ward, 2011). Le zooplancton se compose donc d'organismes phagotrophes et selon leurs préférences alimentaires, ils peuvent être herbivores, détritivores, omnivores et carnivores (Lenz, 2000). La diversité des modes d'alimentation présentes au sein du zooplancton a fait de ces organismes un groupe d'étude remarquable des réseaux trophiques dans les milieux pélagiques.

Un autre aspect important du zooplancton dans les écosystèmes marins est leur rôle dans le transfert de matière organique vers les niveaux trophiques supérieurs, tels que les poissons. Sur le plateau continental argentin, la distribution et la variabilité du zooplancton a des effets sur les zones de reproduction et de nurserie des poissons et crustacés. Parmi eux, des espèces d'intérêt commercial, telles que décrites pour *Merluccius hubbsi* (de Ciechomski et Sánchez, 1983, Sabatini *et al.*, 2004), *Macruronus magellanicus* (Sabatini *et al.*, 2004) et *Engraulis anchoita* (Viñas et Ramírez 1996 ; Viñas *et al.*, 2002, Spinelli, 2013). Le recrutement larvaire des premiers stades de développement dépend de la disponibilité d'une nourriture suffisante et adaptée au moment de la première phase d'alimentation des larves (Cushing, 1972). Par conséquent, à l'intérêt écologique qu'il suscite il faut ajouter l'importance dans le domaine économique, faisant du zooplancton une composante du milieu pélagique d'intérêt prioritaire pour la recherche.

L'étude de la structure trophique du zooplancton : l'utilité des analyses avec isotopes stables

La plupart des connaissances sur les régimes alimentaires dans les communautés zooplanctoniques et leur écologie trophique est basée sur des techniques traditionnelles telles que les contenus stomacaux, intestinaux, les analyses des pelotes fécales, les mesures de taux d'ingestion, de sélectivité alimentaire et d'autres expériences d'alimentation réalisées en laboratoire (Bautista et Harris, 1992; Abe *et al.*, 2016). Les deux premières analyses fournissent une image instantanée sur les sources alimentaires récemment consommées *in situ*. Toutefois, les études de ce type demandent une grande précision de manipulation et demeurent difficiles à réaliser dans le cas du zooplancton le plus petit (< 800 μm). Ces dernières années, les analyses des acides gras comme marqueurs organiques naturels et des isotopes stables, notamment celui du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), ont été reconnues comme un outil puissant pour l'étude de la structure trophique et des régimes alimentaires dans les réseaux trophiques pélagiques, étant utilisées à l'échelle mondiale

dans des écosystèmes d'eau douce (Jones *et al.*, 1999) et marins (DeNiro et Epstein, 1981 ; Fry, 1988 ; Kattner *et al.*, 2003 ; Verschoor *et al.*, 2005). Les analyses des isotopes stables ont plusieurs avantages : les données sont précises et le coût est raisonnable. Les échantillons sont faciles à préparer et sont faciles à transporter et à stocker pour une longue période de temps (Verschoor *et al.*, 2005, Smyntek *et al.*, 2007). Cependant, il existe encore un manque de standardisation méthodologique, ce qui oblige à prendre des précautions lors des comparaisons entre les études. Les recherches utilisant cette méthodologie ont été effectuées dans tous les océans (Hobson *et al.*, 2002 ; Rosas Luis et Llor Andrade, 2015) et en particulier dans l'océan Atlantique sud se sont principalement penchés sur les composantes supérieures des réseaux trophiques marins (Galván *et al.*, 2009) ou des réseaux trophiques benthiques (Andrade *et al.*, 2016). Cependant, peu d'attention a été porté sur les réseaux trophiques planctoniques marins dans la région (Wada *et al.*, 1987 ; Rau *et al.*, 1991).

Le site d'étude

Le golfe San Jorge (GSJ) est un bassin océanique ouvert sur l'océan Atlantique Sud situé entre 45-47 S, 63°30'O et la ligne de rivage, entre cap Dos Bahías et cap Tres Puntas, couvrant une surface d'environ 39300 km². Il a une extension d'environ 240 km de long à son embouchure. Les côtes du GSJ sont partagées par les provinces du Chubut et Santa Cruz. La profondeur maximale est de 110 m, et se trouve dans la zone centrale du GSJ, bien délimitée par l'isobathe de 90 m. Dans le secteur nord, le golfe présente un seuil de 250 km de long avec des profondeurs autour de 80-95 m (Akselman, 1996). On décrit deux zones de fronts dans le golfe : un front thermique au nord, bien développé pendant le printemps et l'été, où la colonne d'eau devient stratifiée et un front de marée thermo-haline au sud (Glembocki *et al.*, 2015). Ces zones de fronts ont été associées à une productivité primaire élevée, selon des observations *in situ* (Akselman, 1996 ; Cucchi Colleoni et Carreto, 2001) et des données d'images satellites (Glembocki *et al.*, 2015). Les eaux du GSJ font partie des eaux du plateau continental argentin qui sont modifiés par la

contribution des eaux côtières de salinité faible coulant du détroit de Magellan (connue comme « La Plume de Magellan »), près de la côte de la province de Santa Cruz, où son flux est séparé dans deux branches principales. L'une entre dans le golfe à l'extrême sud-est et a une remarquable influence sur la région tout au long de l'année. L'autre branche s'éloigne de la côte (Bianchi *et al.*, 1982 ; Fernández *et al.*, 2005). Les résultats des modèles numériques hydrodynamiques de la circulation moyenne montrent la présence de deux gyres présentant des directions opposées dans le GSJ : l'un au nord qui tourne dans le sens horaire, tandis qu'au sud la circulation est plus intense et dans l'autre sens (Tonini *et al.*, 2006). Il n'y a aucune rivière avec embouchure dans le golfe et les précipitations sont rares, avec une moyenne annuelle de 233 mm à Comodoro Rivadavia. Cette ville est la plus importante à proximité du GSJ, possédant un port de pêche commerciale d'envergure. De plus, il est exposé aux risques environnementaux liés au développement urbain-industriel, à l'exploitation terrestre de pétrole (Commendatore *et al.*, 2000), au forage en mer et à l'intense activité du transport de pétrole (Yorio, 2009 ; Góngora *et al.*, 2012). Le bassin pétrolier du GSJ est le plus grand et le plus productif en Argentine (Sylwan, 2001). En outre, le GSJ a des aires de frai et nurserie pour des nombreuses espèces de poissons et de crustacés. Le golfe possède une intense activité de pêche, ciblée sur la crevette (*Pleoticus muelleri*), le merlu argentin (*Merluccius hubbsi*), l'anchois (*Engraulis anchoita*) et le crabe royal (*Lithodes santolla*) parmi d'autres espèces d'intérêt commercial (de Ciechomski et Sánchez 1983 ; Sánchez et Prenski, 1996 ; Viñas et Ramírez 1996 ; Sabatini *et al.*, 2004 ; Góngora *et al.*, 2012). Enfin, le GSJ présente des domaines de grande valeur pour la conservation des environnements marins. Le plus remarquable est l'aire marine protégée qui se trouve le long de la côte nord-est du golfe, le « Parc Marin Patagonia Austral », très importante pour la reproduction et l'alimentation de nombreuses espèces de poissons, d'oiseaux et de mammifères marins (Yorio, 2001 ; 2009).

Objectifs de recherche

Étant donné l'importance du zooplancton autant du point de vue écologique qu'économique, le présent projet de maîtrise a pour but de caractériser la composition, la distribution spatiale et la structure trophique du zooplancton dans le GSJ pendant l'été australe. Pour cela, les objectifs spécifiques sont : 1) d'identifier la structure des masses d'eau dans le GSJ et de décrire la composition, l'abondance, la biomasse et les assemblages des espèces composant le zooplancton en relation avec des conditions environnementales et 2) de décrire la structure du réseau trophique zooplanctonique, d'identifier les sources de carbone et de déterminer les niveaux trophiques des taxons qui le composent. L'analyse isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de la matière organique particulaire et des composantes de la communauté zooplanctonique permettra la caractérisation des sources de carbone et l'estimation des niveaux trophiques zooplanctoniques présents dans le GSJ. La partie centrale de ce mémoire de maîtrise est présenté dans un chapitre rédigé en anglais sous forme d'article scientifique.

CHAPITRE 1

ZOOPLANKTON COMMUNITY COMPOSITION, SPATIAL DISTRIBUTION AND TROPHIC STRUCTURE IN THE SAN JORGE GULF (45°-47°S, SW ATLANTIC OCEAN)

RÉSUMÉ

La composition, la distribution spatiale liée aux conditions environnementales et la structure du réseau trophique de la communauté zooplanctonique dans le golfe San Jorge (GSJ, 45°-47° S, Atlantique Sud-Ouest) ont été étudiées dans le cadre d'une mission océanographique en février 2014, durant l'été austral. L'échantillonnage a été effectué à l'aide d'un filet à 243 µm de maille et il a compris 14 stations réparties sur l'ensemble du GSJ. L'abondance moyenne et la biomasse du zooplancton ont varié de 55356 à 425469 ind. m⁻² et de 492 à 4454 mg p.s. m⁻³, respectivement. La communauté zooplanctonique était composée de 30 taxons, avec les copépodes représentant 83% de la densité totale. La structure de la communauté a été fortement liée à la température de surface et à la stratification de la colonne d'eau. La température, la chlorophylle *a* et la stratification de la colonne d'eau ont permis d'identifier deux zones : le nord/centre (bien stratifié) et le sud (température de surface plus froide, non stratifié) du GSJ. On a trouvé deux assemblages différents de zooplancton dans ces deux masses d'eau distinctes. Le nord/centre a été fortement dominée par les copépodes calanoides *Ctenocalanus vanus*, les stades de développement copépodites de *C. vanus*, *Clausocalanus brevipes* et *Paracalanus parvus*, les appendiculaires et le copépode cyclopoïde *Oithona helgolandica*. La zone sud a été caractérisée par *P. parvus*, les copépodites de *C. vanus*, *C. brevipes* et *P. parvus*, *Acartia tonsa* et *Drepanopus forcipatus*. Les analyses des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) ont permis d'évaluer la structure trophique de la communauté du zooplancton dans la zone nord, centrale et sud du GSJ. La matière organique particulaire de surface et de

fond a été enrichie en $\delta^{13}\text{C}$ du nord au sud. Les valeurs appauvries dans le nord peuvent s'expliquer par des matériels terrigènes introduits dans le golfe par les vents forts de l'ouest. De grandes variations ont été trouvées dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des taxons dans chaque zone et parmi les zones. La large gamme des valeurs ($-16.8 \pm 1.5 \delta^{13}\text{C}$ to $-30.6 \pm 3.4 \delta^{13}\text{C}$) reflète une vaste diversité de sources alimentaires parmi les différents taxons. Une forte tendance à l'enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ du nord au sud a également été observée dans la majorité des composants du réseau trophique. L'espace trophique étroit enregistré dans le réseau sud suggère des stratégies d'alimentation similaires parmi les taxons. Les chaetognathes ont occupé la position trophique la plus haute au nord et au centre, tandis que, dans le sud, sa position était occupée par *A. tonsa*. Les appendiculaires ont montré les niveaux trophiques les plus bas : deux et trois au nord et au centre, respectivement. Une augmentation des valeurs des niveaux trophiques a été observée du nord au sud pour les appendiculaires, les copépodes, les euphausiides et les chaetognathes. Les résultats obtenus grâce à cette étude ont ouvert de nouvelles perspectives et contribueront à mieux connaître la composition, la distribution, la dynamique et la structure trophique du zooplancton dans le GSJ en relation avec les conditions environnementales.

Mots clés : zooplancton, distribution spatiale, masses d'eau, assemblages, isotopes stables, réseau trophique, écosystème marin, golfe San Jorge, plateau continental argentin.

ABSTRACT

This study analyses the zooplankton community structure, its spatial pattern relative to environmental conditions and the food web structure in the San Jorge Gulf (SJG, 45°-47°S, Southwestern Atlantic Ocean). Sampling was conducted during February of 2014 using a zooplankton net of 243µm mesh size, along 14 stations distributed over the entire SJG. Mean zooplankton density and biomass throughout the SJG ranged from 55356 to 425469 ind. m⁻² and 492 to 4454 mg DW m⁻², respectively. The sampled zooplankton community was composed of 30 taxa with copepods accounting for 83% of the total density. Community structure was strongly related to surface temperature and stratification of the water column. The temperature, chlorophyll *a* and stratification of the water column permitted to distinguish two water-mass zones, each characterized by distinct zooplankton assemblages: a stratified one comprising the North/Center of the SJG, and another one, in the South, unstratified and with colder surface temperatures. The North/Central zone was dominated by the adult of the calanoid copepods *Ctenocalanus vanus*, copepodites stages of *C. vanus*, *Clausocalanus brevipes* and *Paracalanus parvus*, appendicularians and the cyclopoid copepod *Oithona helgolandica*. The Southern zone was characterized by the dominance of the calanoid copepods *P. parvus*, copepodites stages of *C. vanus*, *C. brevipes* and *P. parvus*, *Acartia tonsa* and *Drepanopus forcipatus*. Stable isotope analyses of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) were performed to assess the zooplankton community trophic structure, along three zones (North, Central and South) chosen *a priori* for this study of the SJG. Surface and bottom particulate organic matter was enriched in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South. Depleted values in the North may be explained by terrigenous inputs derived from strong westerly winds. Large variations were found in $\delta^{13}\text{C}$ values of zooplankton taxa within each zone and among zones. The broad range of values obtained ($-16.8 \pm 1.5 \delta^{13}\text{C}$ to $-30.6 \pm 3.4 \delta^{13}\text{C}$) reflected a wide diversity of food sources among the taxa. A strong enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South was observed in the majority of the food web components. The narrow trophic space observed in the Southern food web suggests, however, similar feeding strategies among the taxa in that zone. Chaetognaths occupied the

highest trophic position in the North and in the Center, while in the South its position was occupied by *A. tonsa*. Appendicularians showed the lowest trophic levels of two and three in the North and in the Center, respectively. An increase in the values of trophic levels was observed from the North to the South for appendicularians, copepods, euphausiids, and chaetognaths. The results of this study opened new perspectives and contribute to a better understanding of the composition, distribution, dynamics and trophic structure of the SJG zooplankton in relation to environmental conditions.

Key words: zooplankton, spatial distribution patterns, water masses, assemblages, stable isotope analyses, food web, marine ecosystem, San Jorge gulf, Argentine continental shelf.

1.1 INTRODUCTION

Zooplankton plays a major role in the productivity and the functioning of marine ecosystems since they occupy a key position in the pelagic community, transferring the energy from primary producers up in the food web (FW), influencing nutrient dynamics (Cushing, 1984; Kiørboe, 1989; Legendre & Rassoulzadegan, 1995) and favoring the biological carbon pump (Longhurst & Harrison, 1989). Marine zooplankton is composed of a large diversity of taxonomic groups. Among them, planktonic crustaceans, such as copepods and euphausiids, represent the most abundant groups, contributing to secondary production in most of the marine environments, including the Southwestern Atlantic Ocean (SWAO; Boltovskoy, 1981; Voronina, 1998, Ward *et al.*, 2007; Marquez *et al.*, 2009; Thompson *et al.*, 2013). Biodiversity of zooplankton comprises not only species variety, but also diversity in functional groups, which are relevant to understand the functioning of marine ecosystems influencing processes and interactions (Duffy & Stachowicz, 2006). On the other hand, zooplankton represents a source of organic carbon in terms of exoskeletal material and fecal pellets, which sink passively or is actively transported by diel vertical migrations from the euphotic zone into deeper waters, contributing to the CO₂ biological pump (Longhurst & Harrison, 1989; Lavaniegos & Cadena-Ramírez, 2012). Furthermore, zooplankton is a source of carbon which can be transferred through trophic interactions to upper levels in the community. Hence, distribution of these organisms has an impact on spawning and nursery areas of fish populations, in particular commercially exploited fishes on the Argentine continental shelf, such as *Merluccius hubbsi* (de Ciechomski & Sánchez, 1983; Sabatini *et al.*, 2004) and *Engraulis anchoita* (Viñas & Ramírez, 1996; Viñas *et al.*, 2002; Spinelli, 2013).

Heterogeneity in environmental properties of water masses usually controls zooplankton community composition, structure and distribution. For example, in the Arctic Ocean during summer and autumn, zooplankton community structure was correlated with

temperature and salinity averaged over the upper mixed layer (Smooth & Hopcroft, 2016). In the Central Irish Sea, during summer, species composition variations were directly related to the stratification of the water column (Lee *et al.*, 2005). On the Argentinian continental shelf (SWAO) and in particular on the Patagonian shelf, distinct abiotic (e.g., temperature, salinity, stratification of the water column) and biotic (e.g., chlorophyll *a* -chl *a*-) oceanographic conditions were associated with different zooplankton assemblages and distribution (Marrari *et al.*, 2004; Spinelli *et al.*, 2012; Spinelli, 2013; Sabatini *et al.* 2016). In frontal systems of the Patagonian shelf, temperature and stratification in summer were inversely correlated with copepods and appendicularians abundances (Spinelli *et al.*, 2012; Spinelli, 2013). In addition, high chl *a* concentration at one side of the front were related to high abundances of calanoid and cyclopoid copepods (Temperoni *et al.*, 2014; Temperoni, 2015).

Differences in water mass properties were found to have an influence not only in zooplankton distribution patterns, but also in the trophic structure of the entire plankton community. In terms of nutrients and resources availability (Kiørboe, 1993; De Ruiter *et al.*, 2005), this translates into a variety of potential food sources for zooplankton (Andrade *et al.*, 2016). In particular, in the SWAO those differences were reflected in the trophic structure of the plankton community during summer. High and low chl *a* concentrations (as a proxy of phytoplankton) were related to high contribution of herbivorous or omnivorous zooplankton, respectively. Furthermore, spatial fluctuations of zooplankton feeding forms in different regions of the SWAO were evidenced by dissimilar values of trophic levels (TLs) within the zooplankton community (Thompson *et al.*, 2013). The variability in zooplankton distribution also has a strong influence in the higher TLs of FW that feed on it, like fish larvae (Hunter, 1981) and juveniles of fish species (Padovani *et al.*, 2012; Temperoni & Viñas, 2013).

Trophic structure is one of the most fundamental characteristic of marine environments since it provides a way to understand energy and matter flows in the ecosystem and trophic linkages among organisms. Trophic interactions within the FW may

influence the persistence and the dynamics of zooplankton populations through resources availability and predation pressure (De Ruiter *et al.*, 2005). Considering that zooplankton is responsible for channeling a large fraction of the primary production to higher TLs, it is important to improve the knowledge of energy pathways in the FW.

The marine planktonic FWs are more complex and dynamic as previously thought (Pomeroy & Wiebe, 1988). The recognition of the enormous diversity of zooplankton with respect to form and function (Fenchel, 1988) and the discovery of the microbial loop (Azam *et al.*, 1983) expanded the vision of the marine FW. Feeding habits and trophic groups within zooplankton communities are diverse (Duffy & Stachowicz, 2006). Particulate organic matter (POM) is a bulk of living components such as bacteria, phytoplankton cells, and nonliving organic matter as appendicularians houses, other remains of zooplankters, fecal pellets and other detrital organic matter (Alldredge, 1976; Dong *et al.*, 2010). Some zooplanktonic organisms, such as small copepods, appear to feed on it as detritivores (Turner, 2004). Some other taxa can feed as grazers of phytoplankton as herbivores. Carnivores, such as chaetognaths and some species of copepods, feed as predators upon heterotrophic protists and on a large variety of preys (Turner, 2004; Sato *et al.*, 2011). Other groups feed as omnivores (e.g., the ubiquitous copepod *Acartia* spp.), grazing on phytoplankton and cyanobacteria as well as upon heterotrophic protists (Turner *et al.*, 1998). Euphausiids are omnivorous, feeding on phytoplankton as well as on another food sources (Price *et al.*, 1988). The small cyclopoid *Oithona* sp. has been reported worldwide to graze upon diatoms, as well as upon bacterioplankton, ciliates and other autotrophic nanoplankton, and to be able to feed carnivorously and coprophagously on calanoid and euphausiid faecal material (González & Smetacek, 1994; Castellani *et al.*, 2005; Iversen & Poulsen, 2007). Thus, a very wide variety of food sources can sustain populations. Consequently, research on the omnivory within communities, including the organisms of the microbial loop, will increase our understanding of organic matter, detrital aggregates and fecal material recycling and of nutrient transfer to higher TLs (Lacroix & Danger, 2008; Pond & Ward, 2011). The diversity in feeding forms present in zooplankton communities makes it an interesting study group in FW of marine environments.

Food availability exerts a bottom-up control on the size of populations (Antacli *et al.*, 2014). Knowledge on the zooplankton community and its trophic structure of the San Jorge Gulf (SJG, 45°-47°S, SWAO) is crucial to improve estimates of food availability for many invertebrate and vertebrate species of economic interest to fisheries such as *Illex argentinus*, *Pleoticus muelleri*, *Merluccius hubbsi* and *Engraulis anchoita*, which partially or strictly depend on zooplankton as a food source (Viñas & Ramírez, 1996; Sabatini, 2004; Vinuesa, 2005). The entire SJG represents a nursery area for several fish species, while the Northern and Southern mouth regions are spawning areas for the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*), which varies its food source along the ontogeny. Larvae and juveniles of *M. hubbsi* feed strictly on zooplankton preys. Larvae prefer, for example, copepod nauplii and copepodites and adult copepods (*Paracalanus parvus*, *Oithona* spp., *Acartia tonsa* and Clausocalanidae). When juveniles, they switch their diet to euphausiids (*Euphausia* spp.), amphipods (*Themisto gaudichaudii*), mysids and other macrozooplankton (Sabatini, 2004; Sánchez, 2009; Temperoni, 2015). It is an area of great interest not only for commercial fishing, but also for conservation of marine mammals and seabirds (Bertolotti *et al.*, 1996; Yorio, 2009). Besides, the SJG includes highly diverse coastal and marine environments and is an area of importance in terms of biodiversity and productivity (Roux & Fernández, 1997; Góngora *et al.*, 2012). At the same time, the SJG basin represents the highest cumulative hydrocarbon production in Argentina (Commendatore *et al.*, 2000; Sylwan, 2001).

In the last three decades, carbon (C) and nitrogen (N) stable-isotopes ratios have become suitable tools to describe FW structure since organisms are enriched in heavier isotopes relative to their diet (Fry, 2006). Besides, terrestrial origin POM has a lower C isotopic signature than marine-one (Peterson *et al.*, 1994). Thus, it is possible to describe and compare food sources. Furthermore, stable N isotopes are used to determine the TLs of organisms (Minagawa & Wada, 1984). Hence, isotopic signatures of individuals provide integrated information about their feeding habits and about the trophic structure of the entire community as well. In the present study, we used stable isotope analyses to gain

insights into the trophic structure of the zooplankton community of the SJG during summer.

Over the past 30 years, a series of studies on zooplankton community composition and distribution patterns were carried out mostly in the North, South and on the outer shelf of SJG (Pérez Seijas *et al.*, 1987; Santos & Ramirez, 1991; Fernández Aráoz 1994; Sabatini & Colombo, 2001; Antacli *et al.*, 2014; Temperoni *et al.*, 2014). Despite the strong heterogeneity of hydrographic features (Cucchi Colleoni & Carreto, 2001; Glembocki *et al.*, 2015) and the fish nursery function of the SJG (Viñas *et al.*, 1992), which may have an impact on zooplankton community composition and distribution, none of the studies on zooplankton distribution patterns or FW structure has covered the entire SJG.

In this framework, the aim of this study was twofold. First, to characterize the zooplankton community structure and its spatial distribution across the entire SJG in relation to environmental parameters such as temperature, stratification of the water column and chl *a*. We tested the hypothesis that three zooplankton assemblages are present in the SJG during summer, according to three putative distinct hydrographic zones: the North, the Center and the South of the SJG. These zones were defined *a priori* according to differences in water masses properties reported in previous studies in the gulf. Second, to compare mesozooplankton FW structure of the three distinct zones and to estimate the trophic positions of the main taxa. We hypothesized that environmental differences in the 3 putative zones of SJG might reflect variability in the trophic structure.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Study area

The SJG is the largest semi open basin present in the SWAO, with an area of 39.340 km². It is located in Argentinian Central Patagonia between 45° to 47°S and 65°30' W to the coast line. The greatest depths of 110 m are near the center of the basin. Hydrographical properties are characterized by mean temperatures and salinities ranging from 5.09 to 13.41°C and 32.97 to 33.83 PSU in winter and summer, respectively (Akselman, 1996; Fernandez *et al.*, 2008; Glembocki *et al.*, 2015). SJG waters are part of the Patagonian Shelf Waters, influenced by the contribution of Coastal Waters (Guerrero & Piola, 1997). These are a mixture of subantarctic water from the Cape Horn Current and low-salinity water from the Magellan Strait (Palma & Matano, 2012) which enter into the SJG from the Southeast sector. Thus, environmental parameters such as temperature, salinity and chl *a* are not homogenously distributed throughout the SJG. Sampling data (Cucchi Colleoni & Carreto, 2001; Louge *et al.*, 2004), satellite images (Glembocki *et al.*, 2015) and numerical simulations (Palma *et al.*, 2008, Palma & Matano, 2012) showed that surface and bottom temperature and salinity increase from the South to the North of the SJG. In contrast, chl *a* concentrations are higher in the South and east of the SJG. Based on this information, we defined three zones: North, Center and South (Fig. 1).

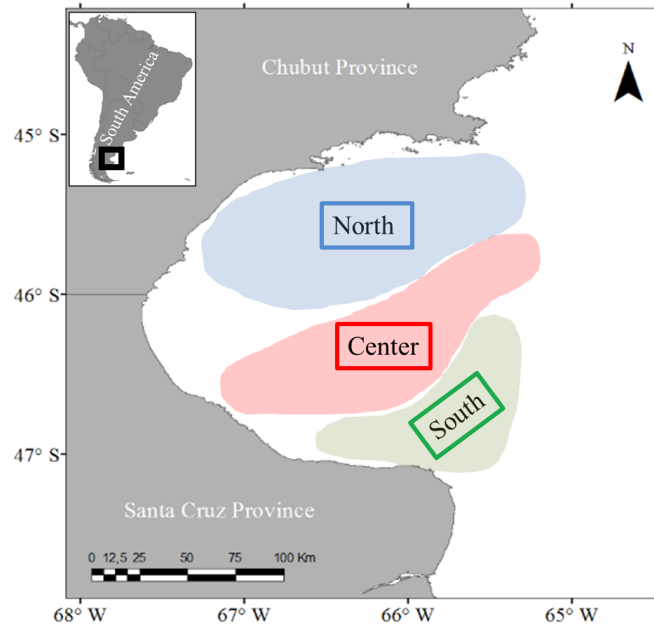


Figure 1: Three *a priori* defined hydrographic zones, the North, Center and South, of the San Jorge Gulf according to according to Cucchi Colleoni and Carreto (2001), Louge et al.(2004), Palma and Matano (2012) and Glembocki et al. (2015)

1.2.2 Sample collection

Within the framework of the multidisciplinary MARES Project (MARine ecosystem health of the San Jorge Gulf: Present status and RESilience capacity), a cruise on board the research vessel *R/V Coriolis II* took place in February 2014 in the SJG. A sampling grid of 14 stations covered most of the gulf area (Tab. 1). All stations were considered in the analyses of environmental parameters and zooplankton distribution patterns, while only samples from 10 stations were used for stable isotopes analyses (Fig. 2). Four stations were chosen in the Northern zone of the SJG, while 3 were chosen both for the Central and Southern.

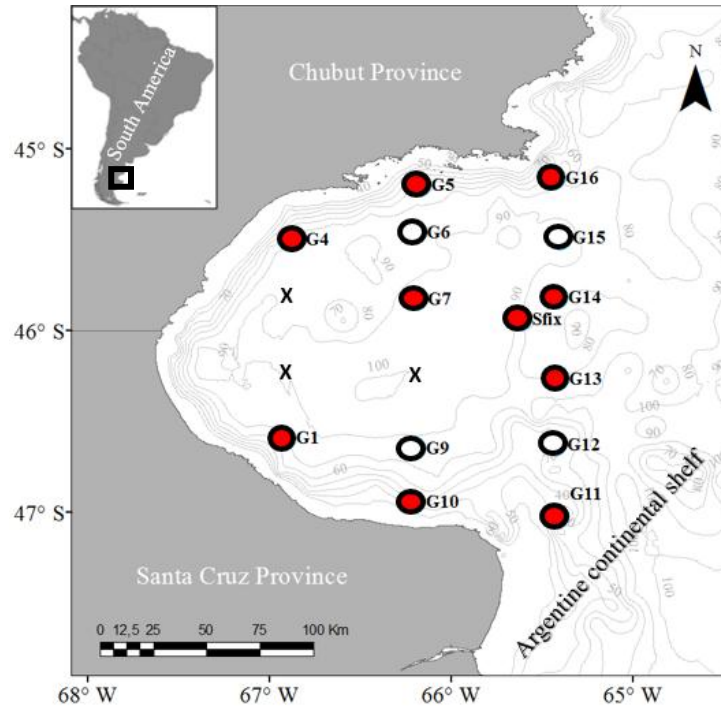


Figure 2: Zooplankton stations sampled in the San Jorge Gulf in February 2014 on board the *R/V Coriolis II*. Black circles represent stations where samples of environmental parameters and zooplankton (243 μm mesh size) were collected. Red dots indicate stations where stable isotopes analyses were performed. X indicates stations where no zooplankton samples were available. Bathymetry was adapted from Chart H-365 from the National Hydrographic Survey of Argentina

1.2.2.1 Environmental parameters

Data of the water column were collected at all stations. Temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (PSU) and depth (m) were measured with a CTD *Sea-Bird SBE 911 plus*. Chl *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) was measured with a sensor *WetLabs ECO*. These probes were installed in a rosette with 12L Niskin bottles. Chl *a* profiles were calibrated with laboratory measurements of chl *a* measurements from discrete water samples taken at four depths (surface, chl *a* maximum, below the pycnocline and at 10 m from the bottom) according to the fluorometric technique (Parsons *et al.*, 1984). Depth-integrated chl *a* biomass (mg m^{-2}) was obtained for each

station following the trapezoidal rule. The Brunt-Väissälä frequency (VAIS, hertz) was used to characterize water column stability, as a proxy of the degree of stratification at each station. It was also used to determine the depth of the mixed layer, to calculate the temperature average for the upper and the bottom layers of the water column. Maximum values of VAIS matched with the pycnocline (Mann & Lazier, 2013). Density (kg m^{-3}) was derived from temperature and salinity values, based on the equation of state for seawater (EOS-80, Fofonoff & Millard, 1983).

POM above (surface) and below (bottom) the pycnocline was analyzed. Two to four water samples were taken at each station (two replicates per sample) depending on their depth and their degree of stratification. Seawater samples were filtered on board through 21 mm diameter Whatman GF/F filters (nominal pore size $0.7\mu\text{m}$) pre-combusted for 5 hours at 450°C . Filters were individually wrapped in pre-combusted aluminum foils. On board, samples were frozen and stored at -80°C .

1.2.2.2 Zooplankton sampling and identification

Vertical zooplankton tows of the entire water column were carried out with a Jacknet (strobe in the net opening, 1 m diameter, $243\mu\text{m}$ mesh size), independently of the time of day. Towing speed was 40 m min^{-1} from 3m above the bottom (95-35 m, depending on each station's maximum depth) to the surface. A 15 kg weight was attached to the net frame to depress the sampler. A known fraction of each sample was preserved on board in a 4% buffered formaldehyde seawater solution for zooplankton identification, while the other fraction was stored at -80°C for stable isotopes analyses.

In the laboratory, each sample was homogenized and splitted using a Motoda splitter. Splits ranged from 1/2 to 1/8, depending on the total abundance within each sample. Afterwards, separate subsamples of variable volume (20-60 ml) were obtained from the smallest split with a Stempel Pipette. A minimum of 400 organisms of the dominant taxa

were counted to obtain a representative abundance. Zooplankton was identified under ©Leica MZ12.5 binocular microscope at a magnification of 1000 x. A ©Wild Heer-Brugg digital camera was also used to confirm the taxonomy. Organisms were identified to the lowest taxonomical level possible (species level in case of adult copepods and euphausiids, while appendicularians and chaetognaths were identified to genus level and copepodite stages to family level). Identification was based on the following references: Heron & Bowman (1971), Ramírez (1971), Boltovskoy (1975), Boltovskoy (1981), Hulsemann (1991), Mazzocchi *et al.* (1995), Guglielmo *et al.* (1997), Ramírez & Sabatini (2000), Sabatini *et al.* (2007) and Cepeda *et al.* (2016), as well as online sources such as <http://copepodes.obs-banyuls.fr/>, <http://www.marinespecies.org/> and <http://species-identification.org>. Taxonomy of most of the samples was carried out in Gesche Winkler's zooplankton laboratory (ISMER-UQAR, Rimouski, Canada). The analyses of some samples were carried out in the National Institute for Fisheries Research and Development (INIDEP, Mar del Plata, Argentina), where regional experts gave their advice with problematic species and copepodites stages. Density (ind. m^{-3}) and depth-integrated abundances (ind. m^{-2}) were calculated for each taxon considering each sampling depth. To calculate biomass expressed in dry weight (DW) for all important taxa, individuals were dried at 60°C for 48 hours and then weighed on a microbalance (precision 0.001 mg). The number of animals used per weighing varied according to the individual size of different taxa (4 animals for amphipods up to 220 for euphausiid eggs). Integrated water-column biomass (mg m^{-2}) at each station has been estimated by multiplying taxa densities with individual DW (mg DW ind.^{-1}) and sampling depth.

1.2.3 Stable isotopes analyses

1.2.3.1 Samples processing

In the laboratory, zooplankton samples were thawed in filtered sea water and sorted to the lowest taxon level possible. Individuals were separated under a stereomicroscope in recipients containing ice to keep them cool. Three to four replicates were carried out in each zone, one station being one replicate within each zone. The number of individuals per replicate varied between 1 (e.g., amphipods) and 220 (e.g., euphausiids eggs). In the case of adults of the squat lobster (*Munida gregaria*, the only non-zooplankton species considered in our analyses) a part of the abdominal muscle was extracted. Samples were rinsed three times with distilled water to remove salt that could alter the following weighting process. Afterwards, they were dried at 60°C for 48 h and then ground to a fine powder. Depending on the quantity of individuals present in the sample and on the size of animals, between 0.15 mg (e.g., copepods) and 1.30 mg (e.g., euphausiids and amphipods) were weighed on a microbalance (precision 0.001 mg) then put into pre-weighed tin capsules. Stable isotopes were analyzed for a total of 22 zooplankton taxa. For POM sample processing, filters (21 mm diameter) were dried in aluminum foils at 60°C for 48 h and then encapsulated.

Zooplankton and POM samples were posteriorly analyzed by continuous flow isotope ratio mass spectrometry in the Institut de Sciences de la Mer à Rimouski (ISMER). Samples were combusted in a *Costech 4010* elemental analyzer coupled to a *Thermo DeltaPlus xp* isotope ratio mass spectrometer (IRMS), to obtain isotopic ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$). For zooplankton, averages of taxa $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were determined per zone for almost all taxa, excluding those where only one data point was available. Finally, mean values of surface and bottom POM were calculated for each zone.

$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ are expressed in δ -notation with units of particles per thousand (‰). It is a ratio of the amounts of heavy and light isotopes in the sample. Increases in δ ratios

denote increases in the amount of heavy isotopes (Peterson & Fry, 1987). The following equation was used for the calculations:

$$\delta X(\text{‰}) = ((R_s/R_{st}) - 1) \times 1000,$$

where X is ^{13}C or ^{15}N , s: sample, st: standard and R is the corresponding ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Calibration standards used for ^{13}C and ^{15}N were caffeine (Sigma Aldrich), *Nannochloropsis* sp. (in house culture) and Mueller Hinton Broth (Fisher Scientific). Reference material used as analytical control was Sorghum flour (B2159) and sediment of High Organic Content (B2151), both from Elemental MicroAnalysis. Measurement errors due to the analyses were 0.4 ‰ and 0.2 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

1.2.3.2 Trophic level

The ratio of stable isotopes of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) is used to determine the trophic position of taxa because each consumer is enriched relative to its diet (Minagawa & Wada, 1984). Estimates of the trophic shift (discrimination factor: Δn) for consumers are quite variable depending on the sort of organisms considered (Post, 2002; Mc Cutchan *et al.*, 2003; Persic *et al.*, 2004; Rodríguez Graña *et al.*, 2008). In this study, we adopted a Δn of 2 ‰ (Chew *et al.*, 2012). In contrast, the ratio of carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) changes little from the resource to the consumer ($\sim 1\text{‰}$), so that it can be used to determine the source of carbon for a consumer (Peterson & Fry, 1987). The stable isotopes spaces covered by the zooplankton community were visualized by isotopes biplots ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$) in each putative zone of the SJG. Furthermore, TLs were determined for all zooplankton taxa in each zone using the equation from Post (2002):

$$TL = \lambda + (\delta^{15}N_{\text{consumer}} - \delta^{15}N_{\text{base}})/\Delta n,$$

where TL: trophic level; λ : trophic position of the item used to estimate $\delta^{15}N_{\text{base}}$, $\delta^{15}N_{\text{consumer}}$ is the direct measure from the taxa of interest and Δn is the enrichment in $\delta^{15}N$ per TL, which in this study is 2‰ (McCutchan *et al.*, 2003; Chew *et al.*, 2012). Surface POM was used as a baseline (Koppelman *et al.*, 2009; Favier, 2013)

1.2.4 Data analyses

1.2.4.1 Univariate analyses

The three putative geographic zones, North, Center and South, of SJG were compared on the basis of the total zooplankton abundance, biomass and biodiversity indexes (Pielou's evenness, J' , and Shannon-Wiener diversity index, H'). These indices were calculated for each station and then averaged to obtain zonal averages. First, Shapiro-Wilk and Levene's tests were performed to examine if the assumptions of normality of residuals and homogeneity of variances were met. As assumptions were not fulfilled, the Kruskal-Wallis non-parametric test was carried out to evaluate differences in total abundance of zooplankton between zones. The post-hoc Dunn's Method was performed as Pairwise Multiple Comparisons Procedure. One-way Analysis of Variance (ANOVA) was accomplished to test differences in total biomass among zones.

Differences among the three zones of $\delta^{13}C$ and TL of zooplankton taxa and POM present in all stations were also tested using one-way ANOVAs. The post-hoc Tukey test was used when ANOVAs were significant. In case that ANOVA's test assumptions were not accomplished, a Kruskal-Wallis test was performed. All statistical tests were performed

at a significance level set to 5%. Analyses were performed using statistical softwares *InfoStat/E* 2008 version and SigmaStat 4.0.

1.2.4.2 Multivariate analyses

Environmental data were pre-treated by normalization of all variables as they had no comparable units or scales. Besides, the Brunt-Väissälä frequency data were pre-treated by log-transformation. All multivariate analyses of environmental data were performed using Euclidean distances. One-way crossed analyses of similarity (ANOSIM) were used to test whether the three putative zones of the SJG, chosen *a priori*, differed significantly in their hydrographic features. A global R value was obtained, considering groups as highly separated if $R > 0.75$, overlapped if $R > 0.5$ and poorly separated if $R < 0.25$ (Clarke & Gorley, 2006). Pairwise comparisons tests allowed determining where differences laid. Moreover, environmental variables were analyzed by Principal Components Analysis (PCA). Representative variables were selected *a priori* under the assumption that temperature, chl *a* and stratification of the water column are key factors controlling zooplankton communities.

Spatial patterns of the zooplankton community were also analyzed by multivariate analyses. Abundance data were square-root transformed, allowing weighing down the importance of highly abundant species and increasing the influence of less abundant species in the similarity calculations (Clarke & Warwick, 1994). Community similarity at each station was assessed using the Bray-Curtis similarity index (Bray & Curtis, 1957). Species assemblages were analyzed considering only those species or taxa that contributed at least for 2% of the total abundance at each station. A non-metric multi-dimensional scaling (nMDS) visualized similarities of all samples in a low dimensional space (2D). The stress (s) value indicated how faithfully the 2D ordination plots represented the high-

dimensional relationships observed among the samples, i.e. $s < 0.05$, excellent representation, $s < 0.2$, adequate ordination and $s > 0.3$, arbitrary ordination (Clarke & Warwick, 1994). Differences in mesozooplankton assemblages of the three zones were evaluated by one-way ANOSIM analyses. Similarity percentages analyses (SIMPER) were used to identify the species or taxa that contributed the most to average community similarities within zones and to average dissimilarities of mesozooplankton assemblages among zones. The influence of environmental parameters on the mesozooplankton spatial distributions patterns was examined using the BIO-ENV routine, by superimposing the environmental data on the biotic ordination (Clarke & Warwick, 1994). All multivariate analyses were carried out using the statistical package PRIMER 6 & PERMANOVA+ (Clarke & Gorley, 2006).

1.3 RESULTS

1.3.1 Environmental parameters

Surface temperature of the SJG in summer ranged from 15.62 ± 0.38 °C to 12.51 ± 0.17 °C. Bottom temperature ranged from 14.16 ± 0.01 at the shallowest station to 8.41 ± 0.39 at the deepest one. Integrated chl *a* varied between 29.92 and 79.56 (mg m⁻²) (Tab. 1). Northern stations of the SJG showed a stratified water column, an intense pycnocline and highest values of Brunt-Väisälä frequency, while in the South the water column was homogeneous. Intermediate stratification patterns were found in the Center (Fig. 3).

Table 1: Station description and environmental data (mean surface and bottom temperature, chlorophyll *a* (Chl *a*) and Brunt-Väissälä frequency (VAIS)) recorded during summer in the San Jorge Gulf. N = North; C = Center; S = South; SD= standard deviation

Station	Zone	Date	Latitude (S)	Longitude (W)	Bottom depht (m)	Surface temperature \pm SD ($^{\circ}\text{C}$)	Bottom temperature \pm SD ($^{\circ}\text{C}$)	Chl <i>a</i> (mg m^{-2})	VAIS (sec^{-1})
G01	C	14/2/2014	-46.594	-66.920	88	14.49 ± 0.69	10.28 ± 1.26	75.14	$6.20 \cdot 10^{-4}$
G04	N	15/2/2014	-45.502	-66.868	90	14.21 ± 0.88	9.41 ± 0.53	62.08	$1.01 \cdot 10^{-3}$
G05	N	13/2/2014	-45.199	-66.176	77	14.24 ± 0.46	11.40 ± 0.31	63.60	$7.16 \cdot 10^{-5}$
G06	N	13/2/2014	-45.461	-66.199	90	14.67 ± 0.63	8.95 ± 0.85	64.26	$1.37 \cdot 10^{-3}$
G07	N	13/2/2014	-45.828	-66.197	100	15.41 ± 0.81	8.41 ± 0.39	78.36	$2.33 \cdot 10^{-3}$
G09	C	14/2/2014	-46.651	-66.206	85	14.19 ± 0.90	10.38 ± 0.86	68.20	$3.77 \cdot 10^{-4}$
G10	S	14/2/2014	-46.944	-66.208	39	14.21 ± 0.002	14.16 ± 0.01	29.94	$2.53 \cdot 10^{-5}$
G11	S	12/2/2014	-47.023	-65.420	92	12.99 ± 0.03	12.44 ± 0.31	71.71	$1.32 \cdot 10^{-4}$
G12	S	12/2/2014	-46.630	-65.431	86	12.72 ± 0.02	12.06 ± 0.19	64.93	$1.38 \cdot 10^{-4}$
G13	S	12/2/2014	-46.267	-65.420	89	12.51 ± 0.17	11.10 ± 0.28	78.67	$3.61 \cdot 10^{-4}$
G14	C	12/2/2014	-45.820	-65.425	85	13.77 ± 0.56	10.21 ± 0.67	65.80	$7.18 \cdot 10^{-4}$
G15	N	12/2/2014	-45.493	-65.401	99	15.62 ± 0.38	9.00 ± 1.18	79.56	$1.59 \cdot 10^{-3}$
G16	N	13/2/2014	-45.165	-65.423	86	14.61 ± 0.24	13.04 ± 0.32	63.58	$1.38 \cdot 10^{-4}$
SF14	C	8/2/2014	-45.946	-65.546	92	13.65 ± 0.40	10.45 ± 0.44	70.38	$6.80 \cdot 10^{-4}$

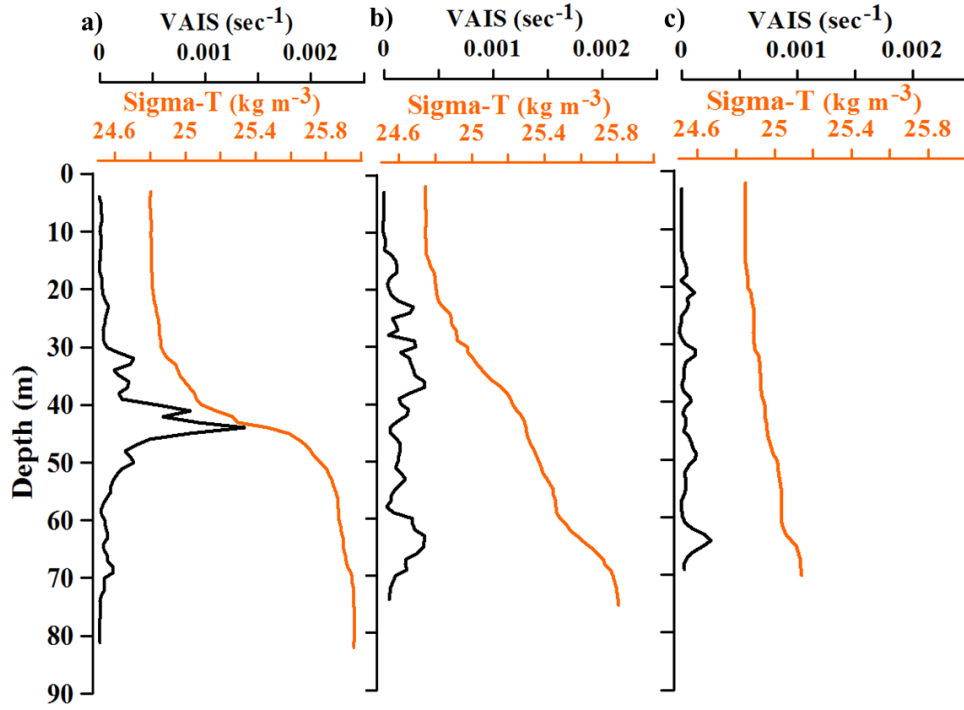


Figure 3: Density (Sigma-T, kg m^{-3}) and Brunt-Väisälä frequency (VAIS; sec^{-1}) profiles representative for stations located at the a) Northern (G06), b) Central (G09) and c) Southern (G11) zones of the San Jorge Gulf during austral summer 2014

Spatial heterogeneity in environmental conditions existed throughout the SJG (Fig. 4). Variation in spatial heterogeneity of environmental data was explained to 90.7% by the 2 first PC axes (PC1 = 65.8%, PC2 = 24.9%). Stations in the Northern zone of the SJG were highly correlated with stratification, while stations in the South were negatively correlated with stratification and with surface temperature. One of Southern stations is positioned away from the others in the plot. This may be due to the shallow depth of that station (G10; Tab. 1). Some Northern stations are characterized by chl *a*, while others are characterized by surface temperature. Central stations are also influenced by chl *a*. Bottom temperature and stratification showed the highest coefficients in the linear combination with PC1 (0.578 and -0.580, respectively) and surface temperature and chl *a* with PC2 (0.674 and -0.708, respectively; Tab. 2). Pairwise comparisons showed that the Southern

zone was significantly different from the Center and the North (ANOSIM, global $R = 0.281$; $p < 0.05$; Tab. 3). The Northern and Central zone did not differ significantly in their environmental conditions.

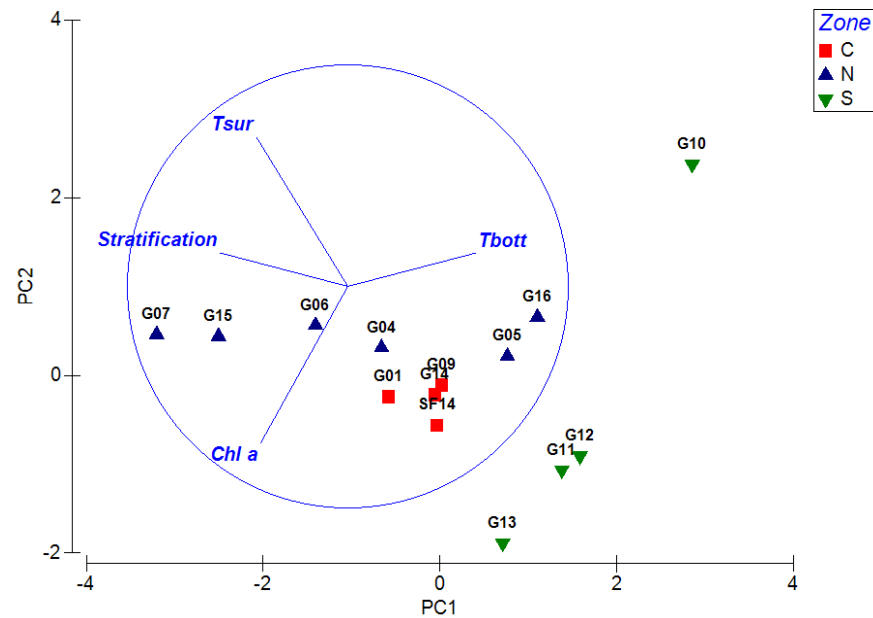


Figure 4: Principal Components Analysis (PCA) showing the ordination space of the correlations of environmental variables (surface and bottom temperature, integrated chlorophyll *a* and stratification) with the first two axes (PC1 and PC2). C = Central zone; N = Northern zone; S = Southern zone. *Tsur* = surface temperature, *Tbolt* = bottom temperature, *Chl a* = chlorophyll integrated over the water column

Table 2: PCA ordination of environmental variables that defined differences in water properties among the various zones of the San Jorge Gulf. Entries are eigenvalues of the correlation matrix between the normalized environmental values and the PC1 and PC2. Environmental parameters contributing most to axis placement and consequent ordination are in bold

Environmental variable	PCA Axis 1	PCA Axis 2
Eigenvalues	2.63	0.995
Surface temperature	-0.415	0.674
Bottom temperature	0.578	0.150
Chlorophyll <i>a</i>	-0.396	-0.708
Stratification	-0.580	-0.151

Table 3: Analysis of similarity (ANOSIM) showing pairwise comparisons performed to test for significant differences of water mass properties between zones of San Jorge Gulf during austral summer. Global $R = 0.281$, $p = 0.021$

Factor: zones	R statistic	Significance level p
Center-North	0.091	0.238
Center-South	0.583	0.029
North-South	0.421	0.019

1.3.2 Zooplankton community structure

A total of 30 zooplankton taxa were identified over the study area. Total zooplankton abundance per station varied from 55 356 to 425 469 ind. m^{-2} . Copepods represented 83 % of total zooplankton abundance, followed by appendicularians of the genus *Oikopleura* representing 10% of total abundance. The copepod assemblage was dominated by adults of small sized copepods *Ctenocalanus vanus* (36%), followed by copepodites stages (29%) of Clausocalanidae (*C. vanus*, *Drepanopus forcipatus* and *Clausocalanus brevipes*) and Paracalanidae (mostly *Paracalanus parvus*). Adults of *P. parvus*, the ubiquitous *Acartia*

tonsa and the small cyclopoid *Oithona helgolandica* (= *O. similis*; Cepeda *et al.*, 2016) contributed by 8, 5 and 3 % to the total zooplankton community, respectively. Large sized individuals of the Calanidae family (adults of *Calanoides carinatus* and *Calanus australis* and their copepodites) were the least abundant, representing less than 1% of zooplankton composition (Fig. 5).

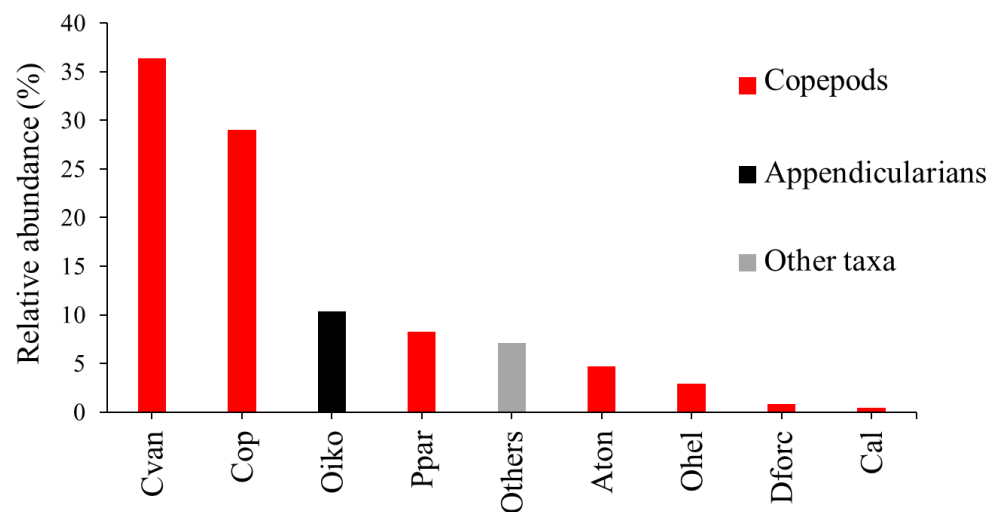


Figure 5: Relative contribution of major taxa in the SJG of zooplankton community. Cvan: *Ctenocalanus vanus*; Cop: copepodites of *C. vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus focripatus* and *Paracalanus parvus*; Dfor: *D. forcipatus*; Ppar: *P. parvus*; Aton: *Acartia tonsa*; Cal: Calanidae family (*Calanus australis* and *Calanoides carinatus*); Oiko: *Oikopleura* sp.; Others: other zooplankton taxonomic groups

Table 4: Means and (ranges) of depth-integrated abundance (ind. m⁻²) and biomass (mg m⁻²) of most important zooplankton taxa within the Northern, Central and Southern assemblages of the San Jorge Gulf. Individuals were collected with a 243 µm mesh size in February 2014. “Copepodite” represents developmental stages of *Ctenocalanus vanus*, *Paracalanus parvus* and *Clausocalanus brevipipes*, SD: standard deviation

Zone	North		Center		South	
	n = 6		n = 4		n = 4	
Taxa	Mean abundance ± SD (range)	Mean biomass ± SD (range)	Mean abundance ± SD (range)	Mean biomass ± SD (range)	Mean abundance ± SD (range)	Mean biomass ± SD (range)
<i>Ctenocalanus vanus</i>	49263 ± 21791 (14656 - 79237)	21535 ± 11999 (7233 - 39242)	144133 ± 95192 (37546 - 229474)	74662 ± 60813 (17359 - 156495)	8569 ± 7216 (169 - 17762)	3654 ± 3091 (79 - 7629)
<i>Paracalanus parvus</i>	9045 ± 7901 (743 - 23019)	3522 ± 3404 (0 - 8390)	3664 ± 1115 (2572 - 5207)	2645 ± 3673 (0 - 8060)	39313 ± 26631 (15524 - 71835)	12246 ± 9457 (2265 - 23934)
<i>Acartia tonsa</i>	2139 ± 2708 (0 - 8032)	3367 ± 4875 (0 - 13061)	4469 ± 2458 (1760 - 7628)	2895 ± 2172 (425 - 5699)	23270 ± 18551 (1822 - 45633)	16806 ± 11099 (732 - 24706)
<i>Drepanopus forcipatus</i>	302 ± 530 (0 - 1468)	1444 ± 3537 (0 - 8665)	330 ± 543 (0 - 1134)	195 ± 391 (0 - 782)	4790 ± 3093 (2049 - 8167)	6236 ± 4351 (1459 - 9966)
<i>Oithona helgolandica</i>	6257 ± 5075 (0 - 15827)	8759 ± 10548 (0 - 27540)	6071 ± 2785 (2842 - 8475)	10049 ± 4855 (4711 - 15578)	3482 ± 3776 (152 - 8715)	1419 ± 1497 (0 - 2726)
Copepodite	33505 ± 12591 (12420 - 53281)	28926 ± 31082 (5875 - 88585)	97280 ± 28870 (77913 - 139422)	63793 ± 35552 (24827 - 104163)	29454 ± 18736 (9787 - 54310)	12171 ± 10036 (6745 - 27215)
Copepodite <i>D. forcipatus</i>	959 ± 1295 (0 - 3147)	716 ± 1052 (0 - 2299)	2017 ± 2911 (0 - 6174)	1496 ± 2177 (0 - 4616)	11965 ± 11183 (0 - 26832)	8811 ± 8380 (0 - 20059)
<i>Oikopleura</i> sp.	25927 ± 15735 (4987 - 53910)	24019 ± 15509 (8912 - 42862)	17493 ± 15544 (3150 - 37190)	10890 ± 7947 (2586 - 18698)	5013 ± 6497 (574 - 14610)	3624 ± 5320 (455 - 11584)
Euphausiid eggs	1495 ± 1350 (0 - 4084)	828 ± 1023 (0 - 2791)	7424 ± 5031 (0 - 10806)	2844 ± 1933 (0 - 4269)	2802 ± 5381 (0 - 10870)	1440 ± 2783 (0 - 5613)
Euphausiid larve	3167 ± 4498 (237 - 13000)	2444 ± 2294 (415 - 5418)	4790 ± 7627 (126 - 16178)	8737 ± 13130 (216 - 28318)	733 ± 667 (101 - 1674)	1925 ± 2495 (167 - 5625)
Euphausiid juvenile	90 ± 201 (0 - 539)	10042 ± 24599 (0 - 60254)	309 ± 270 (0 - 641)	31739 ± 27747 (0 - 67650)	0 ± 0 (0 - 0)	0 ± 0 (0 - 0)
<i>Euphausia vallentini</i>	72 ± 161 (0 - 431)	28914 ± 70824 (0 - 173482)	51 ± 38 (0 - 81)	17871 ± 16171 (0 - 32238)	0 ± 0 (0 - 0)	0 ± 0 (0 - 0)
<i>Euphausia lucens</i>	13 ± 29 (0 - 79)	0 ± 0 (0 - 0)	0 ± 0 (0 - 154)	0 ± 0 (0 - 0)	7 ± 12 (0 - 24)	0 ± 0 (0 - 0)
<i>Nematoscelis megalops</i>	68 ± 118 (0 - 327)	0 ± 0 (0 - 0)	27 ± 21 (0 - 45)	1212 ± 2423 (0 - 4846)	0 ± 0 (0 - 0)	0 ± 0 (0 - 0)
<i>Themisto gaudichaudii</i>	9 ± 20 (0 - 53)	4699 ± 7890 (0 - 18910)	112 ± 114 (0 - 228)	0 ± 0 (0 - 0)	93 ± 137 (0 - 294)	21946 ± 30105 (0 - 64631)
Invertebrate eggs	1997 ± 2957 (0 - 7509)	960 ± 1375 (0 - 3216)	637 ± 756 (0 - 1488)	264 ± 318 (0 - 637)	1570 ± 1122 (98 - 2497)	502 ± 398 (41 - 1010)
Fish eggs	1072 ± 1152 (0 - 2766)	4115 ± 5859 (0 - 12449)	68 ± 135 (0 - 271)	288 ± 575 (0 - 1150)	938 ± 1811 (0 - 3653)	3989 ± 7693 (0 - 15524)
Bryozoan larvae	572 ± 446 (0 - 1325)	258 ± 210 (0 - 536)	264 ± 156 (126 - 424)	118 ± 69 (58 - 183)	0 ± 0 (0 - 0)	0 ± 0 (0 - 0)
<i>Sagitta</i> sp.	1960 ± 2188 (0 - 6331)	12689 ± 15933 (0 - 42200)	454 ± 586 (0 - 1302)	375 ± 458 (0 - 934)	781 ± 1156 (98 - 2505)	3037 ± 2712 (0 - 5872)

Means and ranges of abundance and biomass were very variable among the 3 zones of SJG (Tab. 4). Median zooplankton abundances differed significantly among zones (Kruskal-Wallis test: $H = 5.795$, $p = 0.047$). However, due to small and unequal sample

size ($n = 6, 4$ and 4 for Northern, Central and Southern zones, respectively) which led to low power of the test, no pairwise differences were detected by a post-hoc test (Dunn's test). Mean biomass was similar among zones (ANOVA: $F = 1.914$, $df = 2$, $p = 0.193$). Nonetheless, a general trend indicated higher total abundance and higher total biomass in the Center (Fig. 6), while values in the North and the South were lower and quite similar.

Zooplankton community composition of the three zones of the SJG showed high variability and overlap (Fig. 7). Significant differences in the zooplankton community structure of SJG were found (Tab. 5; ANOSIM: global $R = 0.569$, $p = 0.02$). The Southern zone showed a significantly different zooplankton assemblage compared to the North and the Center. However, the North and the Center assemblages were similar (Tab. 5).

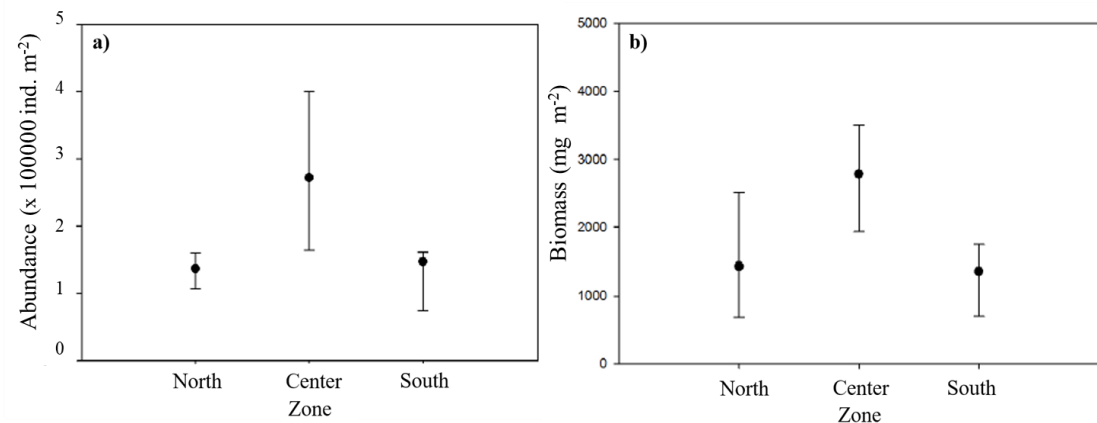


Figure 6: Total abundance (ind. m⁻²) (a) and total biomass (mg m⁻²) (b) for zooplankton community in 3 putative geographic zones of San Jorge Gulf during austral summer. Medians, first (25%) and third (75%) quartiles are represented

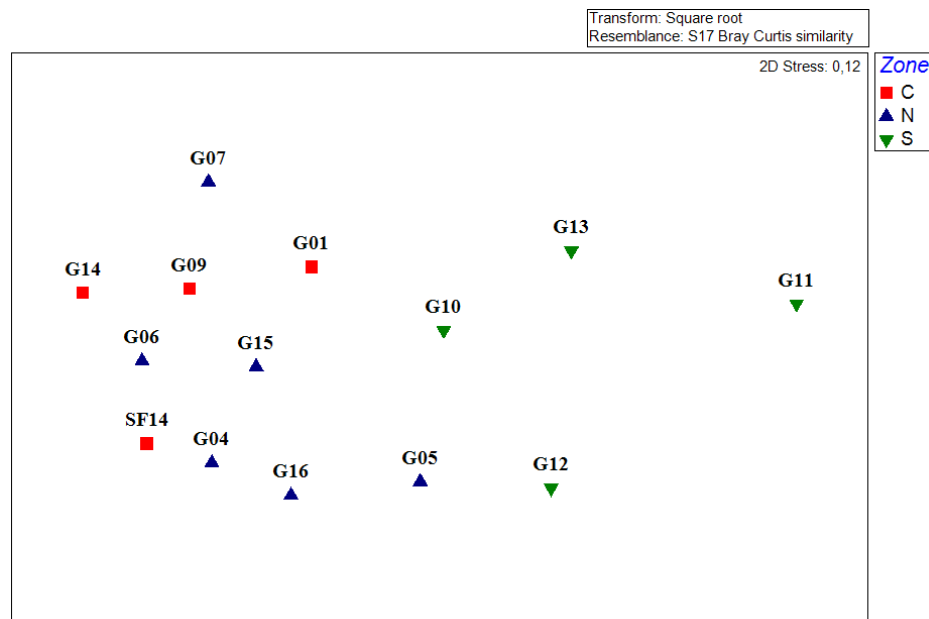


Figure 7: The zooplankton assemblages of 14 stations of the San Jorge Gulf divided into 3 geographic zones, North (N), Center (C) and South (S) shown by non-metric multidimensional scaling (nMDS)

The small-sized copepod *C. vanus* and copepodites stages of *C. vanus*, *C. brevipes* and *P. parvus* (called in this section from now on “copepodites”) were found at almost all stations, but they were found in higher abundances at stations in the North and Center zones of the SJG (Fig. 8a). The cosmopolitan species *A. tonsa* and *P. parvus* adults were also present in almost all stations of the SJG, but the highest abundances were found in the Southern zone (Fig. 8a). Appendicularians were more abundant in northern and central stations (Fig. 8a). Euphausiids species, *Euphausia vallentini* and *E. lucens* and their larvae and juvenile stages occurred in low numbers, but accounted for a fair amount of the biomass in some stations of the Northern and Central zones, while the amphipod *Themisto gaudichaudii* only occurred in considerable biomass in the South (Fig. 8b). Four species accounted for almost 88% of the similarity within the North/Center assemblage: *C. vanus*, copepodites, *Oikopleura* sp. and the cyclopoid *O. helgolandica*. In Southern assemblage, 4 taxa accounted for 76% of similarity: *P. parvus*, copepodites, *A. tonsa* and *D. forcipatus*.

Dissimilarity between both assemblages of 53.65% was mostly due to differences in abundances of 5 contributing taxa: *C. vanus*, *P. parvus*, *A. tonsa*, *Oikopleura* sp. and copepodites (SIMPER, Tab. 6).

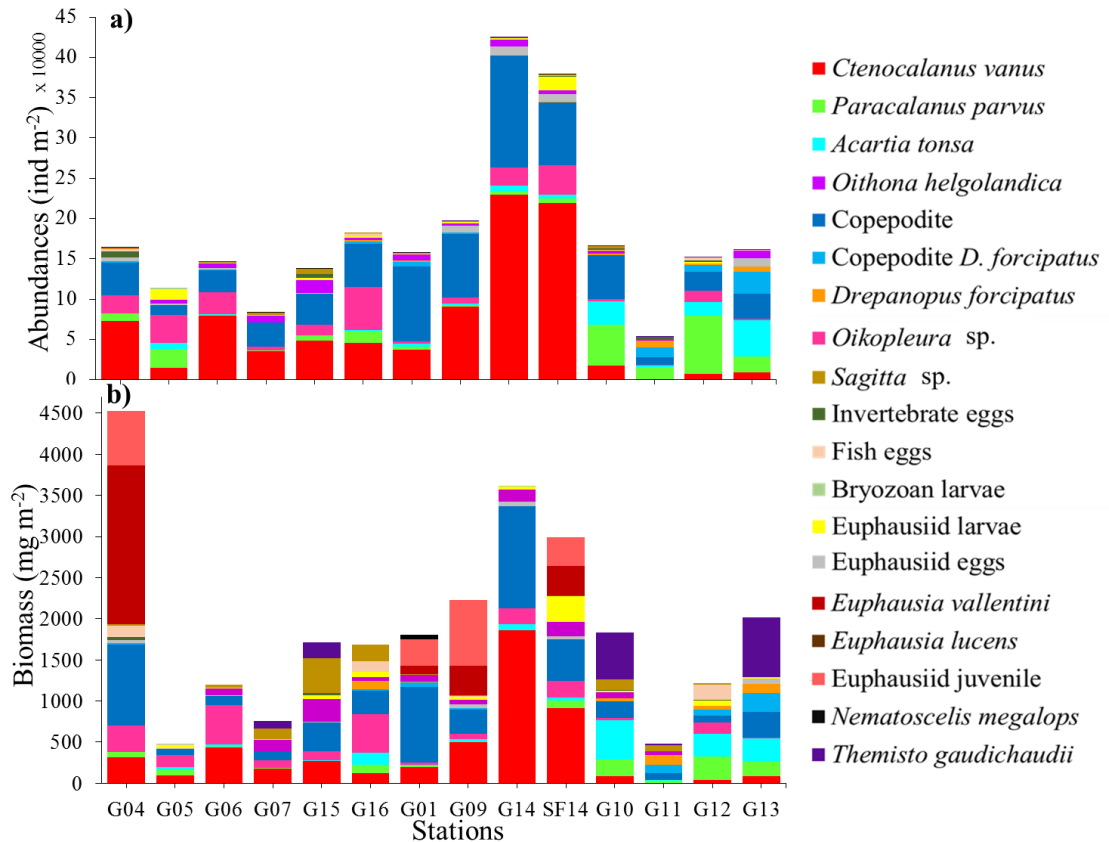


Figure 8: Abundance (ind. m⁻²) (a) and biomass (mg DW m⁻²) (b) of zooplankton community in 14 stations of San Jorge Gulf during austral summer. « Copepodite » represents copepodites stages of *C. vanus*, *C. brevipes* and *P. parvus*. Northern zone: G04, G05, G06, G07, G15 and G16; Central zone: G01, G09, G14, SF14; Southern zone: G10, G11, G12, G13

Table 5: Similarity percentages (SIMPER) analysis showing major zooplankton contributors to the average similarity within and to the average dissimilarity between both assemblages (North/Center and South) in the San Jorge Gulf during summer. Copepodites stages correspond to species *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipēs* and *Paracalanus parvus*

Average similarity within assemblages	Taxa	Contribution (%)	Cumulative contribution (%)
Northern + Center 64.1	<i>Ctenocalanus vanus</i>	33.0	33.0
	Copepodite	29.5	62.5
	<i>Oikopleura</i> sp.	16.5	79.0
	<i>Oithona helgolandica</i>	8.7	87.7
Southern 59.2	<i>Paracalanus parvus</i>	26.6	26.7
	Copepodite	23.2	49.9
	<i>Acartia tonsa</i>	16.1	65.9
	<i>Drepanopus forcipatus</i>	9.8	75.7
Average dissimilarity between assemblages			
Northern + Center versus Southern 53.65	<i>Ctenocalanus vanus</i>	19.1	19.1
	<i>Paracalanus parvus</i>	12.7	31.9
	<i>Acartia tonsa</i>	11.2	43.0
	<i>Oikopleura</i> sp.	10.2	53.2
	Copepodite	8.8	62.1

A good match was found between biota and environmental parameters. One 2-variable model considering surface temperature and stratification of water column best explained the zooplankton community distribution (Spearman's coefficient $R = 0.479$, $p < 0.05$). However, two other combinations of environmental variables also resulted in similar correlation ranks between environmental and zooplankton distribution (Tab. 7). Biodiversity indexes, the Pielou's evenness and the Shannon-Wiener, did not reveal any differences between the two assemblages (Fig. 9).

Table 6: Spearman rank correlation of environmental parameters and zooplankton assemblages in the San Jorge Gulf (BIOENV analysis)

Environmental factors	Spearman rank coefficient
Surface temperature, stratification	0.479
Surface and bottom temperature, stratification	0.458
Surface and bottom temperature	0.448

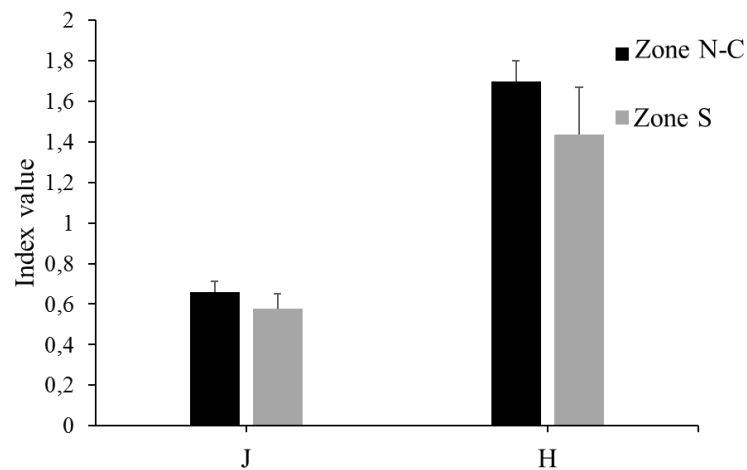


Figure 9: Pielou's evenness and Shannon-Wiener biodiversity indices for the Northern/Central zone (N-C) and the Southern-one (S) of the San Jorge Gulf during austral summer. Error bars represent standard errors

1.3.3 Zooplankton food web structure

Both surface and bottom POM $\delta^{13}\text{C}$ values showed significant enrichment from North to South (Fig. 10a, b: ANOVA: $F = 6.88$, $p = 0.028$ (surface); $F = 5.63$, $p = 0.042$ (bottom)), while an opposite significant trend was observed for $\delta^{15}\text{N}$ surface and bottom

POM, becoming increasingly depleted from North to South (Fig. 10c, d: ANOVA: $F = 5.15$, $p = 0.049$ (surface); $F = 12.72$, $p = 0.007$ (bottom)).

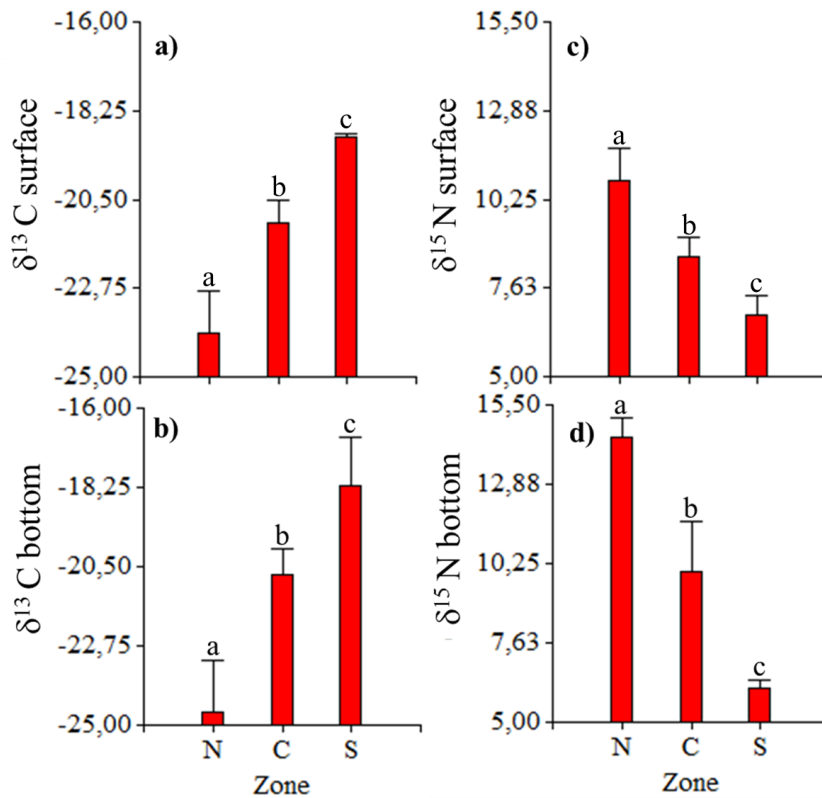


Figure 10: Surface and bottom $\delta^{13}\text{C}$ (a, b) and $\delta^{15}\text{N}$ values (c, d) of particulate organic matter for Northern (N), Central (C) and Southern (S) zones of the San Jorge Gulf. Different letters indicate significant differences in isotopic ratios of carbon and nitrogen among zones. Error bars show standard errors

Zooplankton carbon signatures showed a wide range throughout the SJG, ranging from -30.6 ± 3.4 ‰ in *O. helgolandica* to -16.8 ± 1.5 ‰ in *M. gregaria*. $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 10.7 ± 0.1 ‰ in *Oikopleura* sp. to 15.2 ± 0.01 ‰ in predatory chaetognaths (*Sagitta* sp.) (Tab. 8). In general, zooplankton food webs of the three putative zones showed enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ from the North to the South (Fig. 11). However, no enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ of

Oikopleura sp. was observed between the North and the Central zones (ANOVA: $F = 0.240$, $df = 1$, $p = 0.240$). The $\delta^{13}\text{C}$ values of all copepod taxa pooled together significantly increased from North to South, showing that the Southern assemblage was the most enriched in $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis test: $H = 22.69$, $p < 0.0001$; post-hoc Tukey test pairwise differences among 3 zones $p < 0.05$). When comparing $\delta^{13}\text{C}$ of each most representative copepod taxa separately among zones, small-sized copepod *P. parvus* showed significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ values in the Southern zone compared to the two other zones (ANOVA: $F = 5.78$, $df = 2$, $p = 0.0399$; post-hoc Tukey test: $p < 0.05$). Copepodite stages were significantly enriched in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South (ANOVA: $F = 25.92$, $df = 2$, $p = 0.0011$; post-hoc Tukey test: $p < 0.05$). *A. tonsa* showed the same pattern of enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South (ANOVA: $F = 12.32$, $df = 2$, $p = 0.017$; post-hoc Tukey test: $p < 0.05$). *C. vanus* showed a similar trend of enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South of SJG, however not significant ($F = 4.16$, $df = 2$, $p = 0.0734$), which is likely due to the low number of replicates obtained. The cyclopoid *O. helgolandica* present only in the North and South zones, showed similar (Kruskal-Wallis test: $H = 3.36$; $p = 0.2071$), but the most depleted $\delta^{13}\text{C}$ of -30.6 ± 3.4 and -24.8 ± 0.7 ‰, respectively, of the copepod community (Tab. 8). Copepods were significantly depleted in $\delta^{13}\text{C}$ compared to euphausiids (ANOVA: $F = 38.86$, $df=1$, $p < 0.0001$). This group (i.e., larvae, juveniles of *Euphausia* sp. and adults of *E. lucens*, *E. vallentini* and *Nematoscelis megalops*) showed no significant differences in their $\delta^{13}\text{C}$ values among the 3 zones of SJG (Kruskal-Wallis test: $H = 1.05$, $p = 0.6231$). The trophic position of euphausiids eggs in the food webs of the 3 zones was quite similar (21.9‰ $\delta^{13}\text{C}$ and 12- 12.9 ‰ $\delta^{15}\text{N}$ values, Tab. 8, Fig. 11). Macrozooplankton (e.g., Euphausiids larvae, juveniles and adults and *Themisto gaudichaudii*) were the most enriched taxa in $\delta^{13}\text{C}$ (Tab. 8, Fig. 11). Chaetognaths (*Sagitta* sp.) showed a wide range in their $\delta^{13}\text{C}$ mean values within the 3 zones (-26.2 ± 0.6 to -19.1 ± 0.2 ‰), showing a strong tendency of enrichment from North to South, however not significant (ANOVA: $F = 4.74$, $df = 2$, $p = 0.0881$). Mean $\delta^{15}\text{N}$ values per zone ranged from $13.6\text{‰} \pm 0.5$ in South to 15.2 ± 0.01 ‰ in the North. Chaetognaths represented the taxa with highest values of $\delta^{15}\text{N}$ in

Northern zone (Tab. 8). *Oikopleura* sp. showed the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values of all zooplankton taxa in the North and Center of the gulf (12.0 ± 0.2 and 10.7 ± 0.1 ‰, respectively).

Table 7: Mean \pm standard error of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of major components of zooplankton community of the San Jorge Gulf in the North, the Center and the South. From 1 to 4 replicates per zone were available. n = number of replicates. Copepodites = development stages of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus forcipatus* and *Paracalanus parvus*. POM = particulate organic matter

POM Taxa	North			Center			South		
	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
POM surface	4	10.8 ± 0.9	-23.9 ± 1.1	3	8.5 ± 0.6	-21.1 ± 0.6	2	6.8 ± 0.6	-18.9 ± 0.1
POM bottom	4	14.4 ± 0.7	-24.7 ± 1.5	3	10.0 ± 1.7	-20.7 ± 0.7	2	6.1 ± 0.3	-19.9 ± 1.4
<i>Ctenocalanus vanus</i>	4	13.8 ± 1.0	-23.4 ± 0.9	3	13.8 ± 1.0	-21.6 ± 0.2	2	12.9 ± 0.4	-20.8 ± 0.9
<i>Drepanopus forcipatus</i>	-	-	-	-	14.1	-22.4	3	12.8 ± 0.2	-20.7 ± 0.7
<i>Paracalanus parvus</i>	4	13.4 ± 0.2	-24.2 ± 0.5	2	12.3 ± 0.9	-25.0 ± 3.0	3	13.7 ± 0.8	-19.8 ± 0.6
Copepodites	3	13.2 ± 0.3	-24.6 ± 0.7	3	12.7 ± 0.5	-22.7 ± 0.3	3	13.0 ± 0.5	-20.7 ± 0.4
<i>Oithona helgolandica</i>	3	12.5 ± 0.4	-30.6 ± 3.4	3	12.4 ± 0.7	-23.7 ± 0.7	2	13.1 ± 0.6	-24.8 ± 0.7
<i>Acartia tonsa</i>	2	13.8 ± 0.9	-26.0 ± 0.5	3	12.7 ± 0.5	-23.2 ± 0.9	3	14.2 ± 0.7	-21.1 ± 0.2
<i>Calanus australis</i>	-	-	-	-	-	-	2	13.1 ± 0.7	-20.3 ± 1.1
<i>Calanoides carinatus</i>	1	13.3	-22.3	-	-	-	-	-	-
Copepodites Calanidae	1	13.0	-23.4	-	-	-	1	12.9	-23.6
<i>Oikopleura</i> sp.	2	12.0 ± 0.2	-24.4 ± 0.6	2	10.7 ± 0.1	-22.9 ± 0.2	-	-	-
<i>Sagitta</i> sp.	3	15.2 ± 0.01	-26.2 ± 0.6	2	13.8 ± 1.8	-21.5 ± 0.9	2	13.6 ± 0.5	-19.1 ± 0.2
<i>Euphausia valentini</i>	1	14.0	-19.8	1	12.7	-19.6	-	-	-
<i>Euphausia lucens</i>	-	-	-	1	13.1	-18.9	-	-	-
<i>Nematoscelis megalops</i>	1	13.8	-19.3	1	14.7	-19.7	-	-	-
Euphausiids juveniles	1	14.0	-19.4	2	13.4 ± 0.5	-19.0 ± 0.5	-	-	-
Euphausiids larvae	-	-	-	4	12.3 ± 0.3	-21.2 ± 0.2	1	14.3	-18.6
Euphausiids eggs	1	12.9	-21.9	1	12.0	-21.9	1	12.4	-21.9
Bryozoan larvae	1	13.5	-22.5	-	-	-	-	-	-
<i>Munida gregaria</i>	-	-	-	2	14.2 ± 1.8	-16.8 ± 1.5	-	-	-
<i>Themisto gaudichaudii</i>	-	-	-	1	12.8	-19.3	3	12.2 ± 0.7	-20.8 ± 1.0
Mysidae	-	-	-	-	-	-	1	13.5	-18.0

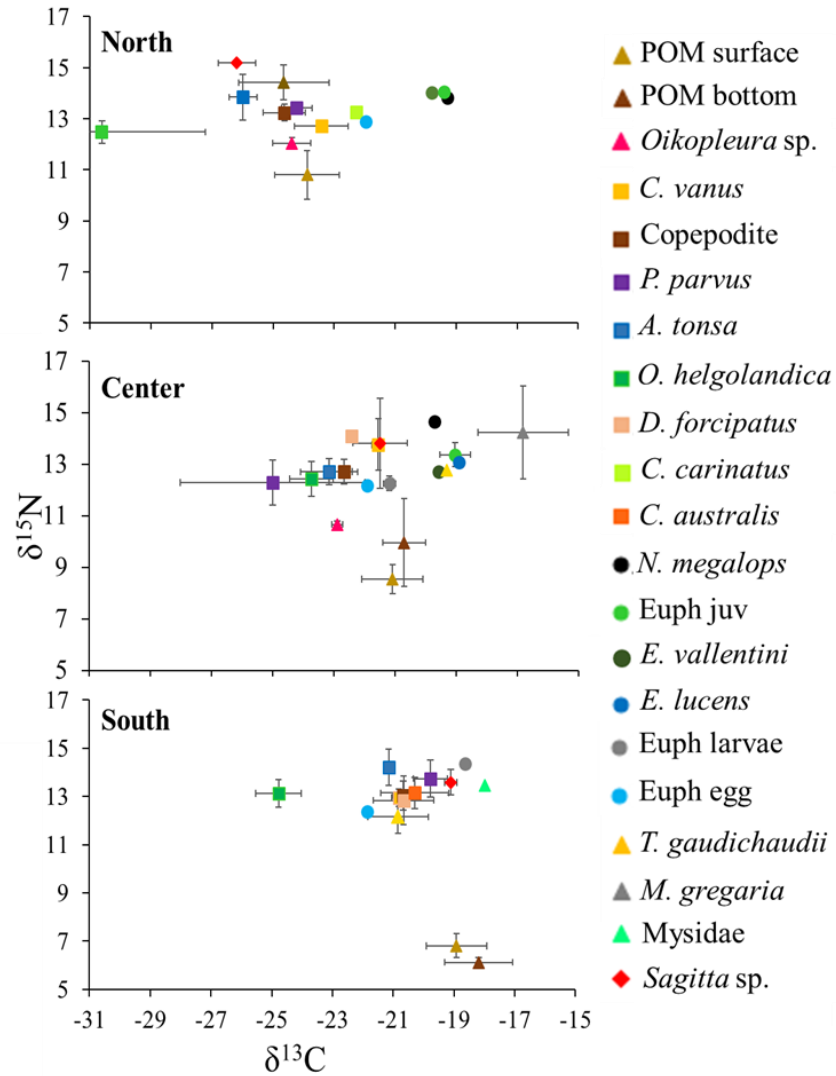


Figure 11: Biplots of stable isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the main components of the zooplankton community in the Northern, Central and Southern zones of the San Jorge Gulf during austral summer. Error bars indicates \pm standard errors. The $\delta^{13}\text{C}$ on the x-axis reflect potential carbon sources, while the $\delta^{15}\text{N}$ values in the y-axis shows the taxa trophic position. POM: particulate organic matter; Copepodite: development stages of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Paracalanus parvus* and *Drepanopus forcipatus*; Euph: euphausiids

Mean TLs of the copepod community significantly increased from the North to the South (post-hoc ANOVA: $F = 65.06$, $df = 2$, $p < 0.0001$; Tukey test: $p < 0.05$, Fig. 12a). Mean TL of the copepods taxa within each zone were not statistically different (ANOVA: $F_{\text{North}} = 1.11$, $df = 4$, $p = 0.3994$; $F_{\text{Center}} = 0.65$, $df = 4$, $p = 0.6441$ and $F_{\text{South}} = 0.84$, $df = 5$, $p = 0.5479$). Euphausiids (juvenile stages of *Euphausia* sp. and adults of *E. lucens*, *E. vallentini* and *N. megalops*) mean TLs of Northern zone was significantly lower than in the Central zone (Kruskal-Wallis test: $H = 5.00$, $p = 0.0357$) (Fig. 12 b; see Annex III).

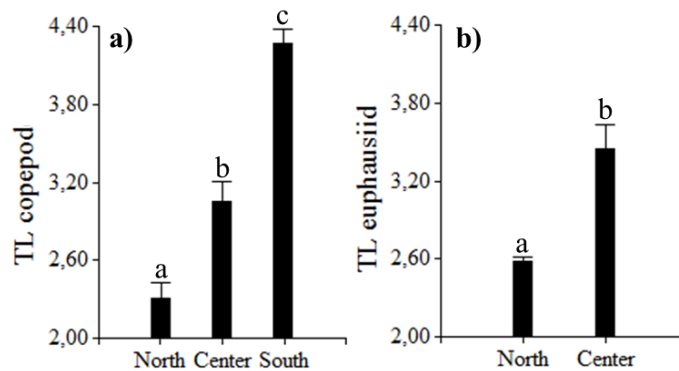


Figure 12: Mean trophic levels (TLs) for copepods (a) and euphausiids (b) in the San Jorge Gulf. Different letters indicate significant differences in mean TLs among zones. Error bars represent standard errors

In general, all copepods taxa and *Sagitta* sp. varied in their TL among the three zones. The latter occupied the highest trophic position in the North and the Center of SJG, but in the South this position was replaced by the copepod *A. tonsa*. Appendicularians (*Oikopleura* sp.) presented the lowest TL in Northern and Central zones (Fig. 13).

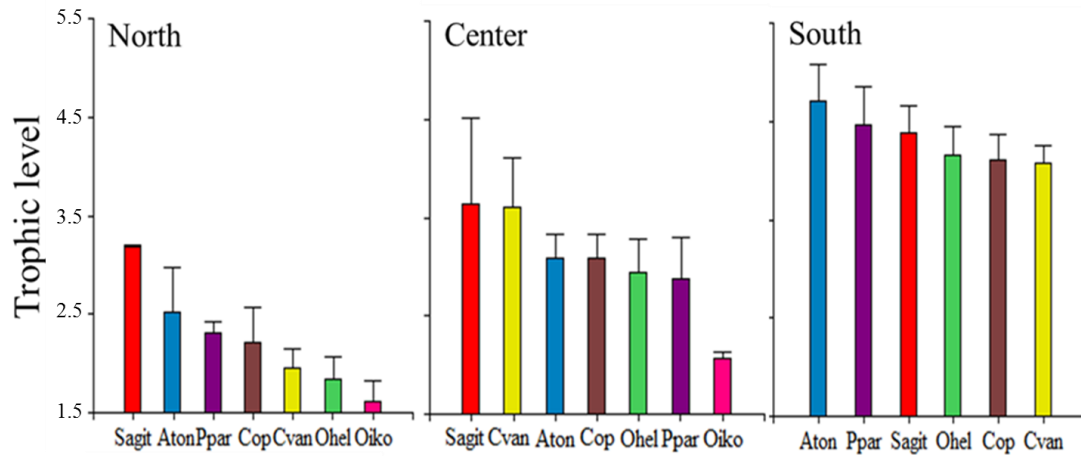


Figure 13: Mean trophic levels of copepods, chaetognaths and appendicularians for the three zones (Northern, Central and Southern) of San Jorge Gulf. Sagit= *Sagitta* sp.; Aton= *Acartia tonsa*; Ppar= *Paracalanus parvus*; Cop= Copepodites of *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus forcipatus* and *Paracalanus parvus*; Cvan= *Ctenocalanus vanus*; Ohel= *Oithona helgolandica*; Oiko= *Oikopleura* sp.

1.4 DISCUSSION

1.4.1 Environmental conditions

The present research has allowed identifying two distinct hydrographic zones in the SJG during summer, the Northern/Central and the Southern zones, each one characterized by similar environmental conditions: surface and bottom temperature, chl *a* and stratification of the water column. Mean values of surface temperature were lower in the Southern zone, increasing towards the North (Tab. 1). These results correspond to those reported previously in the SJG (Akselman, 1996, Louge *et al.*, 2004). Colder surface temperatures in the South can be explained by the influence of the Magellan Plume (Cucchi Colleoni & Carreto, 2001), a tongue of relative cold and low-salinity waters formed mostly by the discharge from the Magellan Strait (53°S). It extends along the Patagonian Shelf to

42°S, from the surface to the bottom of the water column, and it detaches off the coast at the South of the SJG (Palma & Matano, 2012). In our study, we did not take into account salinity since its values were similar throughout the SJG. The plume is vertically homogeneous, which is consistent with the lack of stratification found in the South in the present study. Similarly, a well-mixed vertical pattern was revealed by the Simpson-Hunter parameter in the Southeastern sector of the SJG (e.g., Palma *et al.*, 2004; Glembocki *et al.*, 2015). However, stratification increased from South to North, as depicted by the Brunt-Väisälä frequency. Most stations of the North of SJG were stratified, presenting a pycnoline between 30-50 m (Fig. 3). This is consistent with stratification patterns found by Louge *et al.* (2004) and by Paparazzo *et al.* (2017). In the North of the SJG only coastal stations (G05 and G16, Fig. 2) near the Marine Park (i.e., also reported by Yorio, 2001; 2009) were not stratified. These mixed waters could result from the interaction between coastal topography, wind stress and tidal energy (Tonini *et al.*, 2006). One station of the SJG located in the South zone (G10, 39 m depth, Tab. 1, Fig. 4) deviated from the pattern observed in the other Southern stations, since it shows higher surface and bottom temperatures, which might be explained by its shallow depth. Furthermore, it presents the most unstratified water column of all southern stations (i.e., the lowest VAIS values). Integrated chl *a* distribution patterns in the SJG were similar to the ones described in Cucchi Colleoni & Carreto (2001), showing higher values in the South-east, central-east and in some northern stations.

1.4.2 Zooplankton community structure and spatial distribution

The results of the present study provided detailed information on the composition, spatial distribution, abundance and biomass in the entire SJG during summer. No differences in Shannon-Wiener diversity and Pielou's evenness indexes were identified throughout the SJG (Tab. 6, Fig. 8). However, including species composition and abundance into the similarity index (Bray-Curtis) revealed finer resolution of the

zooplankton diversity and assemblages. Distinct spatial patterns of the zooplankton community over the entire SJG were observed (Tab. 5, Fig. 7). Two clearly distinctive zooplankton assemblages, spatially segregated, were revealed: one in the North/Center and the other in the South, coinciding with the two zones of distinct water masses mentioned above. These assemblages were determined taking into account all copepods species, their developmental stages and other zooplankton taxa. The species composition in terms of abundances differed significantly between those assemblages (Tab. 6). The small-sized copepods *P. parvus*, *A. tonsa* and *D. forcipatus* were characteristic in Southern assemblage, while *C. vanus*, appendicularians (*Oikopleura*) and *O. helgolandica* defined the North/Center assemblage. Former studies lacked this resolution as they compared density patterns of the copepod group and not the species (Pérez Seijas *et al.*, 1987).

1.4.3 Zooplankton community with respect to environmental conditions

A good match between the environmental factors and zooplankton composition and abundance data was found. Surface temperature and stratification explained 48% of the variance in the zooplankton composition in terms of abundance throughout the entire SJG (Tab. 7). The association between water mass properties and zooplankton assemblages was previously documented in the Argentine continental shelf, where a positive relationship between the presence of stratified waters and some copepod species abundances was shown (Sabatini *et al.*, 2000; Marrari *et al.*, 2004; Derisio, 2012; Temperoni, 2015). Stratification of water column is often associated to the occurrence of frontal areas, which are oceanographic structures well known as highly productive where phytoplankton accumulates (Acha *et al.*, 2004). As frontal systems are common in the SJG (Glembocki *et al.*, 2015) it was not surprising to find stratified and mixed water masses. The upper layer of any stratified water column allows for the growth and retention of phytoplankton when light and nutrients are available. This biomass accumulation supports to the development of zooplankton and other components of the ecosystem (Alemany *et al.*, 2014 and references

therein). Besides, food availability and temperature were described as the main factors in the SJG regulating the development and growth of copepods (Fernández Aráoz, 1994).

Chl *a* was used in our study as a proxy of phytoplankton biomass, since it is major food source for herbivorous zooplankton. No direct relationships between chl *a* and zooplankton abundance and distribution were measured since this variable was not chosen in the BIOENV procedure (Tab. 7). However, differences in species composition of the phytoplankton community throughout the gulf were reported by Latorre (2017) in samples collected during the same cruise of our study. Within the microplankton size class, mixotrophic dinoflagellates dominated the Northern zone, whereas heterotrophic and picocyanobacteria dominated the Central zone. Besides, diatoms and dinoflagellates were the main micro-autotrophs observed in the Southern zone. Finally, ciliates were uniformly distributed throughout the gulf.

1.4.4 Zooplankton abundance, biomass and composition

Mean zooplankton abundance in the entire SJG was $2\,345 \pm 1\,373$ ind. m^{-3} (see Annex I), value three times lower than that-one reported in Viñas *et al.* (1992) just for mesozooplankton in early summer. Nonetheless, that estimate showed a large standard deviation due to wide dispersal in mean values per sample. Besides, differences with our results could be because samples were taken with a smaller mesh size (150 μm instead of 243 μm in the present study) and most of the stations were situated outside the SJG.

In our study, small-sized copepods (*Ctenocalanus vanus*, *Paracalanus parvus*, *Drepanopus forcipatus*, *Acartia tonsa*, *Oithona helgolandica* and copepodites) were the most relevant components of the SJG zooplankton community, representing 83% of total abundances. Similar findings were previously reported in other sectors of the Argentine continental shelf (Sabatini *et al.*, 2001; Sabatini *et al.*, 2004; Fernández Severini & Hoffmeyer, 2005; Antacli *et al.*, 2014; Derisio, 2012; Spinelli *et al.*, 2012) and specifically

in the SJG (Pérez Seijas *et al.*, 1987). Temperoni (2015) found in some outer Northern and inner Southern coastal stations of the SJG that copepods represented more than 90% of the community in terms of abundance, dominated by copepodites of the order Calanoida and adults of *D. forcipatus*, *C. vanus* and *Centropages brachiatus*. *C. brachiatus*, a common coastal species with continuous reproduction throughout the year (Gonzalez & Marín, 1998; Hidalgo & Escribano, 2007) was not present in any of our samples. Its absence in the coastal stations might be explained by patchiness in their spatial distribution (Levin, 1992). In contrast to the present study, Viñas *et al.* (1992) reported that *O. helgolandica* dominated the SJG, which is most likely due to sampling. These authors used a smaller mesh size, which is more appropriate for sampling small-sized cyclopoids and copepodites. Thus, comparisons should be done with caution not only because of differences between net mesh sizes but also because of differences in sampling effort. In January 1985, highest copepod densities (>1400 ind. m^{-3}) were found in the Southern stations (Pérez Seijas *et al.*, 1987), whereas in the present study no significant differences in zooplankton abundances among the three zones were found. Pérez Seijas *et al.* (1987) reported pre-adults of euphausiids (i.e., furcilia larvae and juveniles) as the second abundant group in the SJG in summer, showing highest abundances (65 - 145 ind. m^{-3}) in the Central-Southern region. In our study, euphausiids group peak densities corresponded to larvae and juveniles (167 ind. m^{-3} and 10 ind. m^{-3}) and were found in stations of the North and the Center of the gulf, respectively. However, this macrozooplankton group was under sampled due to the vertical towing. Appendicularians were the second most abundant taxon in the SJG (Fig. 5). Highest abundances were found in the North and Center of the SJG (Fig. 8, Tab. 4). In many pelagic environments, these organisms represent one of the most important secondary producers along with copepods. High appendicularians growth rates may compensate for a low biomass in their contribution to a significant secondary production (Hopcroft & Roff, 1998).

Mean zooplankton biomass throughout the 14 stations sampled in the SJG was 23 ± 14 mg DW m^{-3} , which represented only half of the biomass found by Viñas *et al.* (1992) and almost one order of magnitude less than zooplankton biomass reported by Pérez Seijas

et al. (1987) in the mouth of the SJG in summer (see Annex I). Those discrepancies might be due to differences in timing of the field sampling in the season and to underestimation of macrozooplankton biomass in our study, as mentioned above. Meroplanktonic larvae were almost absent in the samples, excepting for bryozoan larvae (Tab. 4). Polychaete and decapods larvae and barnacle nauplii were very rarely observed (data not shown) because the time of sampling did not exactly coincide with the breeding season of these benthic invertebrates.

Highest abundances and biomass were observed in the Central zone of the SJG (Fig. 6; 8), particularly in the two stations (G14 and SF14) at the mouth of the SJG (5 006 and 4 440 ind. m⁻³, respectively; see Annex I, Fig. 2). According to the literature, the opposite might have been expected, this is higher abundances in Southern and Northern zones associated to frontal areas (Palma *et al.*, 2004; Glembocki *et al.*, 2015; Temperoni, 2015) which are known as highly productive. However, high-resolution modelling results describe circulation patterns in the SJG, a clockwise gyre in the North and a counterclockwise gyre in the South (Tonini *et al.*, 2006). Taking this into account, high zooplankton abundances observed in stations located in the Central zone of the mouth of the gulf could be due to mechanisms of aggregation and passive accumulation by the effect of those gyres and currents. Evidence of zooplankton retention zones due to physical processes were described by several studies worldwide. Mackas *et al.* (2005) found that, in the North Pacific, various zooplankton and ichthyoplankton taxa had maximal abundances at the margin of eddies, coinciding with fast anticyclonic currents and sea-surface elevation gradients. Furthermore, wind stress also contributes to lateral and horizontal exchange of water, affecting drift trajectories of organisms (Molinero *et al.*, 2008). These points still remain hypothetical for the explanation and comprehension of zooplankton distribution and aggregation patterns, as the time scale, the spacing and number of our stations were not adequate to resolve such mesoscale features. Future studies should consider a finer spatial scale to elucidate the impact of the SJG two-circulation cells on zooplankton retention.

1.4.5 Zooplankton food web structure

This field study presents the first description of the zooplankton food web (FW) of the entire SJG using stable carbon (C) and nitrogen (N) isotopes, including POM as the primary food source as well as the most relevant zooplankton community components. Bottom and surface POM (bPOM and sPOM, respectively) isotopic ratios of C ($\delta^{13}\text{C}$) varied within the SJG, showing enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ from North to South (Fig. 10), suggesting distinct sources of carbon in the three zones. POM with dominant contribution of terrestrial-derived plants matter and soil material has a strongly negative $\delta^{13}\text{C}$ signal (Martineau *et al.*, 2004). C3 terrestrial plants are depleted in $\delta^{13}\text{C}$ (- 27 ‰; Fry & Sherr, 1989). The land mass in the North of SJG consists of a dark-colored type of soil, Mollisols, with high organic matter content (Coronato *et al.*, 2008; Duran *et al.*, 2011). As the SJG does not have significant freshwater contribution, terrestrial input (i.e., plant material from land) is mostly imported into the gulf by the strong westerly winds in the region. Thus, terrestrial organic matter was likely dominant contributor to the bulk POM in the North of SJG and might have caused the depletion of $\delta^{13}\text{C}$ observed in such zone. Furthermore, POM in the North and particularly the bPOM showed the most depleted $\delta^{13}\text{C}$ bPOM values, whereas nitrogen isotopic ratios ($\delta^{15}\text{N}$) were the most enriched compared to the Center and Southern zones (Fig 10c, d). This might be due to a high decomposition of organic matter and detritus, which becomes more depleted in $\delta^{13}\text{C}$ and enriched in $\delta^{15}\text{N}$ during the process (Thornton & McManus, 1994). Furthermore, the presence of sea birds colonies in the Northern coast of the SJG (Yorio, 2009) and the subsequent inputs of guano might influence the isotopic ratios (Hawke & Clark, 2010). It is expected to find a gradient from enriched POM $\delta^{15}\text{N}$ values in areas of large input of guano to less input (Wainright *et al.*, 1998). Alternatively, the position of $\delta^{13}\text{C}$ sPOM and bPOM in the trophic space throughout the SJG could be due to the differential contribution of algae to the bulk POM (Gearing *et al.*, 1984; Peterson *et al.*, 1985), which would mean increasingly phytoplankton contributions from North to South in the present study. In contrast, detritus and terrestrial

components seemed to be higher in the Northern region, as suggested by depleted $\delta^{13}\text{C}$ and enriched $\delta^{15}\text{N}$, as mentioned above, potentially related to high abundances of appendicularians in that zone. Appendicularians discarded mucus houses constitute a substratum for the aggregation of small particles and are used as feeding and resting sites for microorganisms (Alldredge, 1976). They also contribute to the formation of aggregates of “marine snow” (Alldredge & Silver, 1988), which sink and could have influenced bPOM isotopic signatures. This hypothesis is supported by VPR (Video Plankton Recorder) images obtained and analyzed during the cruise, which showed the presence of abundant marine snow in the images (unpublished data).

Phytoplankton studies in several ecosystems have linked diatom dominance to high algal and POC $\delta^{13}\text{C}$ content (Gearing *et al.*, 1984). Latorre (2017) analyzed the microbial community composition in the SJG from the same cruise of the present study, aforementioned. Differences in the contribution of bacterial and algal groups in the three regions of the SJG were observed. In the entire Southern zone, particularly, diatoms and dinoflagellates dominated the micro-autotroph community, with the main diatom carbon contribution ($0.17 - 25.70 \mu\text{g l}^{-1}$) at one station (G13) of that zone. Diatoms were absent in the Center and North of the gulf, except at one station (G05) in the latter zone where low abundance of diatoms were observed. These differences in algal distribution between the three zones might also be responsible for the differences found in POM stable isotopes signature, showing a general enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ when diatoms were present. These results reinforce the idea that diatoms are likely an important food source into the Southern zone at the time of this study.

The wide range of $\delta^{13}\text{C}$ values found throughout the zooplankton community in the three zones of the SJG (Tab. 8; Fig 11) with a general enrichment from the North to the South might reflect different sources of carbon, as previously mentioned. Relatively enriched $\delta^{13}\text{C}$ signatures close to -18.1 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ of the zooplankton might indicate the use of carbon originated from diatoms (Fry & Wainright, 1991, Riera & Richard, 1997). In the present study, euphausiids and mysids with signatures of approximately -19 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ were

the closest to algal signatures. However, their high $\delta^{15}\text{N}$ signatures contrasted with a strictly algal (mostly diatom) diet interpretation. The copepod community showed more depleted $\delta^{13}\text{C}$ signatures, suggesting a more omnivorous feeding behavior, which is also supported by the $\text{TL} > 2$ found in the Center and Southern zones. This remains an uncertainty since we lack information about the link between algae and the zooplankton. Considering this viewpoint, the mostly carnivorous TLs of around 4 suggested a high contribution of microzooplankton in the Southern zone.

During the last three decades, it became evident that marine planktonic food webs are more complex and dynamic as formerly thought (Pomeroy & Wiebe, 1988). The discovery of the microbial loop (Azam *et al.*, 1983) expanded the vision of marine food webs. Zooplankton not only feed on phytoplankton, but also on heterotrophic protists, linking microbial loop with the classic pelagic food chain (Pomeroy, 1974, Porter, 1996; Turner, 2004). Bacterial production as part of the microbial loop coupled to the classic food chain exerts a positive bottom-up control as supplemental food source (Porter, 1996). Since POM is a mixture of bacteria, phytoplankton, small microzooplankton and detritus (Fry, 1988; Lee *et al.*, 2004), a major problem to date in studies of plankton FW has been the separation of algae from other microbes and detritus, to obtain the proper phytoplankton $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Jones *et al.*, 1999). The present study is not an exception as phytoplankton was not isolated from the bulk POM, and thus the autotrophic food base of the SJG could not be accurately characterized. A mixture of potential autotrophic C sources, bacteria, microzooplankton and detritus might thus be considered for interpreting isotope values of POM (Fry & Sherr, 1989). Furthermore, carbon signatures for bacteria in a salt marsh were found to be similar or more depleted than plankton (Peterson *et al.*, 1980). The relevance of microbial production to the zooplankton FW could be evidenced by including bacteria in future sampling protocols (Fry & Sherr, 1989). In addition, isolating algae in order to have its own isotopic signatures would add significant information to understand the functioning of the whole plankton FW structure of the SJG.

Zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ for the different taxa identified in the SJG ranged from - 16.8‰ in the squat lobster in the Center zone to - 30.6 ‰ in *O. helgolandica* in the North, spanning the values documented in previous investigations for Southern Ocean invertebrates (Rau *et al.*, 1991 and references therein). Copepods (*C. vanus*, *D. forcipatus*, *P. parvus*, *A. tonsa*, *O. helgolandica*, *C. australis*, *C. carinatus* and copepodites stages) were depleted in $\delta^{13}\text{C}$ compared to euphausiids (*E. lucens*, *E. valentini*, *N. megalops*, juveniles of *Euphausia* sp. and larvae -nauplii, metanauplii, calyptopis and furcilia-) within the three zones of SJG (Fig. 11). That indicates that both groups were using different food sources. No evidence in stable isotopic signatures could be found in the present study showing that small planktonic copepods played a major role as herbivores as found by Turner & Granéli (1992) and Smetacek *et al.*, (2004), as all signatures suggested an omnivorous feeding mode in the three zones. This supports the increasing evidence that some species (e.g., *A. tonsa*, *O. helgolandica* and *P. parvus*) are important components of the microbial loop while feeding as predators upon heterotrophic flagellates and ciliates, that in turn are bacterivorous and phytoplanktivorous (Turner, 2004 and references therein). Mostly, copepod nauplii can feed directly on bacterioplankton as documented in Turner *et al.* (1998) for cyanobacteria. Thus, bacterivory may increase the efficiency of the microbial loop, if micro and mesozooplankton bacterial-feeders are directly consumed by ichthyoplankton or other upper-level consumers (Turner & Tester, 1992). *A. tonsa* showed intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values. This species has been considered as omnivorous, feeding on diatoms, dinoflagellates and other autotroph and heterotroph protists, as well as eggs and larval stages of co-specifics and other copepods. (Lonsdale *et al.*, 1979; Turner, 1984 and references therein). This species might show this feeding behavior in the SJG, taking into account its high TL observed in the three zones of the SJG (Fig. 13).

Other taxa and species of copepods showed intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values in the entire SJG, which could reflect various food sources as they are feeding as omnivores, eating a variety of autotrophic and heterotrophic protozoan and metazoan food sources (Turner 2004). The narrow trophic space occupied by copepods in the Southern zone implies that

there is considerable dietary overlap among all those small crustaceans, whereas in the Northern zone their signatures differed considerably, suggesting a certain degree of differentiation in the diets assimilated. Trophic niche differentiation through selective feeding might be a strategy to minimize competition among species of the same taxonomic group (Turner, 1991). Other copepods appear to feed both as carnivores upon metazoan or as detritivores upon organic aggregates and detritus, as suggested for cyclopoids of the genus *Oithona*, which were reported as detritivores (Lampitt & Gamble, 1982) as well as they showed all types of different feeding strategies (Turner, 1984; Turner & Granéli, 1992; González & Smetacek, 1994). The depleted $\delta^{13}\text{C}$ values found in the present study in the three zones for *O. helgolandica*, also for *P. parvus* in the Central zone, suggest that they might be feeding as detritivores.

Euphausiids adults $\delta^{13}\text{C}$ values for *E. vallentini*, *E. lucens* and *N. megalops* throughout the SJG ranged from - 19.3 to - 18.9 ‰ (Tab. 8, Fig. 11). The enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ for euphausiids in the SJG suggests an herbivore feeding behavior, since euphausiids show a signature similar to that reported for phytoplankton in temperate seas (Fry & Sherr, 1989). Krill is morphologically adapted to phytoplankton consumption, which has been supported by several gut content studies (e.g., in *E. vallentini*, Hamame & Antezana, 2010).

It has been repeatedly demonstrated that $\delta^{15}\text{N}$ increases as the trophic distance from the base of the FW increases (Mingawa & Wada, 1984; Fry, 1988). Thus, $\delta^{15}\text{N}$ values are good indicators for trophic positions within a region, when the same FW base-line values are considered. To describe and compare the trophic structure of taxa among different regions, TLs were calculated from $\delta^{15}\text{N}$ results and are discussed in detail below. In general, our $\delta^{15}\text{N}$ values are much more enriched in $\delta^{15}\text{N}$ compared to those reported in the Southern Ocean (Rau *et al.*, 1991 and references therein; Jia *et al.*, 2016). $\delta^{15}\text{N}$ throughout the SJG ranged from 10.7 ‰ in appendicularians in the Central zone to 15.2 ‰ in chaetognaths (*Sagitta* sp.) in the Northern zone (Tab. 8). A narrow range in zooplankton community $\delta^{15}\text{N}$ values was found for the Northern, Center and Southern zones of 3.2 ‰, 4 ‰ and 2.1 ‰, respectively. This might be interpreted as a reflection of dietary differences

within zones as well as differential feeding strategies among species. However, wider values of $\delta^{15}\text{N}$ (8.5‰) were reported in other studies (e.g., Rau *et al.*, 1991, in the Weddell Sea in late summer) reflecting more diverse trophic roles in the entire community. These results also depend strongly on how many species of the community have been analyzed. Appendicularians (*Oikopleura* sp.) presented the most depleted $\delta^{15}\text{N}$ values in the Northern and Center zones (Tab. 8, Fig. 11), close to POM values, consistent with their filter feeding habit. Appendicularians feed on phytoplankton and are capable of efficiently utilizing pico- and nanoplankton and even colloidal material (Capitanio & Esnal, 1998; Hopcroft *et al.*, 1998). They are considered as an energetic food source for higher TLs (e.g., anchovy adults or several pelagic larval fishes, Spinelli *et al.*, 2012). Discarded mucus houses could be an important food source because they are enriched with small particles removed from the water, however not ingested by the appendicularian, and they also house a rich community of microorganisms (Capitanio *et al.*, 2005). Appendicularians showed the lowest mean TL of all zooplankton taxa. In contrast, chaetognaths were the most enriched in $\delta^{15}\text{N}$ in the North (15.2 ‰), and enriched values in the Center and in the South (13.8 and 13.6 ‰, respectively; Tab. 8). They presented the highest TL in the North and in the Center (Fig. 13; see Annex III), suggesting a carnivorous diet, confirming their documented role as predators (Baier & Purcell, 1997; Giesecke & González, 2004). They are known to feed on a variety of zooplankton prey such as appendicularians, cladocerans, decapods and cirripede larvae, small polychaetes, fish eggs and larvae as well as being cannibalistic (Sato *et al.*, 2011). They were mainly reported as predators of copepods, playing an important role on copepods population regulation because they influence their abundance, removing a significant fraction of the standing stock of these small crustaceans (Alvarez-Cadena, 1993; Giesecke & González, 2004). Chaetognaths might share their prey with larval fish (Baier & Purcell 1997), which makes them not only important in marine ecosystems as predators, but also as competitors (Hunter, 1981). However, the role of chaetognaths as dominant and exclusive predators should be revisited. Casanova *et al.* (2012) found that *Sagitta* sp. can feed on dissolved and POM filtering detritus, bacteria and protozoans. Furthermore, Grigor *et al.* (2015) reported in the Svalbard archipelago (Arctic Ocean) the presence of green

detritus in *Parasagitta elegans* guts and high levels of a fatty acid marker of dinoflagellates, which may suggest omnivory or detritivory. Those feeding behaviors might explain the unexpected depleted $\delta^{15}\text{N}$ values and low TL of chaetognaths found in the study in the Southern zone of SJG in accordance to depleted and similar $\delta^{13}\text{C}$ values to that of POM in both zones.

The adult euphausiids species analyzed (*E. lucens*, *E. vallentini* and *N. megalops*) did not differ in their $\delta^{15}\text{N}$ in the North (Tab. 8). *Euphausia* sp. juveniles and adults of *Euphausia* occupied the same trophic space in the North and in the Center zones (Fig. 11), which contrasts with the results obtained by Rau *et al.* (1991), who found that $\delta^{15}\text{N}$ increased with increasing size of individuals. The mean TL of euphausiids was higher in the Center than in the North (Fig. 11; Fig. 12b; see Annex III), which might indicate an omnivorous feeding behavior within this zone, alternatively to herbivory proposed above. Omnivory was previously observed in *Euphausia* sp., feeding carnivorously on a wide range of prey (e.g., *Artemia* sp., nauplii, copepods and its own furcilia) and on phytoplankton (Price *et al.*, 1998). The highest TL values for the entire zooplankton community were found in the South (Fig. 13, see Annex III). This is due to depleted $\delta^{15}\text{N}$ values of the bulk POM measured in that zone, as discussed above. Thus, the TL estimates should be considered as relative values for the FW of SJG during summer rather than as absolute values and are to be interpreted with great caution, since sPOM values taken as base-line were significantly different in each zone. As previously described, the contribution of autotrophs in the bulk POM might have increased from the Northern to the Southern zone. The second parameter increasing the TL is a relatively small discrimination factor used in the present study of $\Delta n = 2\text{‰}$, which was chosen according to Chew *et al.* (2012) for primary consumers. Stable isotopes reveal the variability in trophic positions and the overlapping of trophic spaces among species. Care has to be applied when comparing individuals of different environments and ecosystems. Natural variation of isotopic values of primary producers and consumers should be considered, since C and N fixation rates might be higher in middle latitudes (Rosas Luis & Lóor Andrade, 2015). One assumption

of the stable isotopes technique is that there is a constant isotopic composition of C produced by phytoplankton. However, according to environmental conditions of growth, variable isotopic signals have been found in both field and laboratory studies (Gearing *et al.*, 1984 and references therein).

In conclusion, large differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were observed in the SJG, within the Northern, the Central and the Southern zones and among the zooplankton taxa studied. Isotopic variability at the base of the FW and the large range of $\delta^{13}\text{C}$ throughout the SJG suggest different carbon sources among zones and among taxa within zones. Particularly in the North of SJG, zooplankton presented higher variance in $\delta^{13}\text{C}$, indicating less trophic overlap among different taxa compared to the two other zones. Especially in the Southern zone, trophic position of the zooplankton suggested high trophic overlap among consumers. There is a general trend of enrichment of $\delta^{13}\text{C}$ from North to South. Such geographic isotopic gradient has not been previously reported in the region. This showed that most of the various taxa might not be moving through the entire SJG, but are confined to a region and incorporated a specific isotopic signature, which could vary from one zone to the other. Differences in isotopic composition imply differences in trophic structure of zooplankton community in the three zones of SJG. Those zones showed variability (North/Center and South) in their water mass properties, as discussed in the section 1.6.1. A general pattern was observed in the North and the Center of the gulf, with appendicularians at the bottom, copepods in the middle and chaetognaths at the top of the zooplankton FW. The present study represents a relevant contribution providing information on the trophic structure of zooplankton FW in the SJG. Future isotopic inter-seasonal measurements in the SJG, including bacterioplankton, microzooplankton and upper TL consumer signatures, may prove useful in elucidating the food sources of zooplankton and providing substantial information on their feeding behavior.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette recherche s'insère dans le cadre d'un projet plus vaste nommé MARES (MArine ecosystem health of the San Jorge Gulf : Present status and RESilience capacity), qui représente une importante contribution à la connaissance de l'écosystème du golfe San Jorge (GSJ). Ce projet multidisciplinaire a permis d'établir des liens entre certains compartiments clés de l'écosystème, tel que la communauté microbienne (Latorre, 2017), le métabolisme de la communauté microbienne et les flux de carbone (Massé-Beaulne, 2017), le phytoplancton en relation avec un front des marées au sud du GSJ (Flores Melo, 2017), la communauté benthique (Kaminsky, 2017), l'effet des hydrocarbures sur le système planctonique (Klotz, 2017) et les effets des processus biologiques et physiques qui influencent les flux verticaux des particules biogéniques (Nocera, 2017). Notamment, l'importance de mon projet de recherche réside en appliquant une approche holistique de la communauté zooplanctonique, en considérant sa composition, biodiversité, distribution spatiale en relation avec les conditions hydrologiques ainsi que la structure du réseau trophique et les niveaux trophiques de ses composants.

Structure de la communauté zooplanctonique et distribution spatiale en relation avec les conditions environnementales

Le premier objectif de ce projet de recherche était d'identifier la structure des masses d'eau et de décrire la composition, l'abondance, la biomasse et les assemblages d'espèces composant le zooplancton en relation avec des conditions environnementales dans le GSJ pendant l'été austral. Le zooplancton se distribue d'une façon hétérogène dans le GSJ. Deux assemblages zooplanctoniques ont été trouvés : l'un dans la zone nord/centrale et l'autre dans la zone sud. Ces assemblages coïncident avec les deux zones identifiées dans toute l'extension du golfe selon les paramètres environnementaux étudiés (température, chlorophylle *a* - chl *a*- et stratification de la colonne d'eau). Ces résultats viennent infirmer l'hypothèse de départ qui stipulait que trois assemblages zooplanctoniques seraient présents

dans le GSJ, selon trois zones hydrographiques distinctes définies *a priori* : le nord, le centre et le sud. Les valeurs moyennes de température de surface ont été plus faibles dans la zone sud, augmentant vers le nord. Cela peut s'expliquer par l'influence de la Plume de Magellan (Palma et Matano, 2012), une langue des eaux relativement froides et de faible salinité, formée principalement par le déversement des eaux du détroit de Magellan (53° S). Cependant, l'influence de la salinité sur le zooplancton dans le GSJ dans cette étude a été ignorée compte tenu de sa faible variabilité entre les stations. La Plume de Magellan, la bathymétrie et les marées au sud du GSJ pourraient expliquer aussi la présence d'une colonne d'eau non stratifiée, avec un fort mélange vertical, dans le sud. Le niveau de stratification augmente vers le nord, à l'exception des deux stations côtières du nord influencées par la topographie.

Les indices d'équitabilité de Pielou et de biodiversité de Shannon-Wiener calculés pour les trois zones du GSJ n'ont pas montré des différences significatives. Par contre, l'indice multivarié de dissimilarité de Bray-Curtis, a détecté la présence d'assemblages différents. Ces résultats opposés suggèrent que le choix des indices peut affecter l'interprétation des résultats (Drouin, 2006). À l'intérieur des zones, chaque assemblage zooplanctonique a été caractérisé par une différente composition taxonomique. D'un côté, les copépodes *Paracalanus parvus*, *Acartia tonsa* et *Drepanopus forcipatus*, ont été les plus représentatifs de l'assemblage du sud. De l'autre côté, *Ctenocalanus vanus*, les appendiculaires du genre *Oikopleura* et le cyclopoïde *Oithona helgolandica* ont été les groupes qui ont contribué le plus à l'assemblage du nord/centre du golfe. Sur un plan général, les résultats issus de cette recherche montrent que les facteurs environnementaux les plus influents sur la distribution du zooplancton sont la température de surface et la stratification de la colonne d'eau.

La communauté a été dominée par les copépodes de petite taille (0.6 – 1.5 cm) (*C. vanus*, *P. parvus*, *D. forcipatus*, *A. tonsa*, *O. helgolandica* et copépodites) qui ont représenté le 83% de l'abondance totale dans le GSJ. Ces résultats coïncident avec ceux rapportés par d'autres auteurs dans la même région (ex. : Pérez Seijas *et al.*, 1987 ;

Temperoni, 2015). L'appendiculaire *Oikopleura* sp. a été le deuxième taxon le plus abondant dans le GSJ, comme il était prévu, car il représente une des plus importants producteurs secondaires en milieu pélagique (Hopcroft et Roff, 1995). La quasi-absence des composantes méroplanctoniques chez le zooplancton pourrait être due à la période d'échantillonnage, qui ne coïncide exactement pas avec la saison de reproduction des invertébrés benthiques, ainsi que le type de filet utilisé et la méthode de récolte des échantillons. La biomasse moyenne du zooplancton dans tout le GSJ a été 23 ± 14 mg p.s. m^{-3} . Enfin, on a trouvé dans cette étude une tendance montrant des valeurs d'abondance et de biomasse plus élevées dans la zone centrale du GSJ, malgré le fait que nous avons attendu de trouver les valeurs les plus élevées dans les zones nord et sud qui sont associées aux fronts de marée (Palma *et al.*, 2004 ; Glembocki, 2015). La cause pouvant expliquer ce résultat est la présence de deux tourbillons dans le GSJ : l'un qui tourne dans le sens horaire dans le nord (anti-cyclonique), et l'autre en sens inverse dans le sud (cyclonique) (Tonini *et al.*, 2006).

Les patrons généraux vus précédemment dans cette étude ont été comparés aux résultats des études effectuées précédemment dans le GSJ (Pérez Seijas *et al.*, 1987 ; Viñas *et al.*, 1992 ; Fernández Aráoz, 1994 ; Temperoni, 2015). Cependant, cela devrait se faire avec prudence, dès qu'il existe certaines restrictions, comme par exemple : différents plans d'échantillonnage, type et taille des mailles des filets, stratégies de traits (verticaux, obliques et horizontaux), points des prélèvements, saison d'échantillonnage et la variabilité physique interannuelle. Les procédures utilisés dans cette étude ont permis une bonne représentation des formes flottantes comme des œufs ainsi que des organismes à faible capacité de déplacement (et par conséquent d'échappement à la capture par filet) comme les copépodes, les appendiculaires et autres composants du mesozooplancton. Au contraire, il pourrait sous-estimer l'abondance et la biomasse des organismes avec déplacement rapide tels que les euphausiacés, les amphipodes, les chaetognathes et autres composantes du macrozooplancton. En général, ces taxons sont moins nombreux par rapport ceux de plus petite taille. En conséquence, un plus grand volume d'eau filtré est nécessaire pour

assurer des valeurs d'abondance représentatives (Boltovskoy, 1981 ; Pérez Seijas *et al.*, 1987).

Les résultats obtenus grâce à cette étude sont expliqués à partir d'un modèle de régulation *bottom-up*, où les ressources, les interactions entre les différents composants de la communauté et les conditions physiques sont les principaux facteurs régulant l'abondance, la structure et la distribution du zooplancton (Ward *et al.*, 2013). Le contrôle *top-down*, tel que la prédation des niveaux trophiques supérieurs, comme les larves des poissons, n'a pas été étudié lors de cette recherche, ce qui représente une des limitations de celle-ci.

Perspectives sur l'étude de la composition, la distribution et la structure de la communauté zooplanctonique dans le GSJ

Cette étude ouvre des nouvelles perspectives afin d'élargir les connaissances de l'écosystème du GSJ en général, et les caractéristiques de la communauté zooplanctonique en particulier. L'étude de l'influence de la dynamique et de la vitesse des courants est une suggestion de recherche pertinente quand on cherche à expliquer la variation du zooplancton à l'échelle spatiale horizontale et temporelle dans une même saison ainsi que tout au long de l'année. La grille d'échantillonnage de cette étude a couvert une bonne partie de la surface du GSJ, ce qui a permis de faire une bonne description de la communauté zooplanctonique. Cependant, les stations étaient séparées par ~40 km. Nous suggérons d'approfondir les études futures avec un plan d'échantillonnage plus intensif, en multipliant le nombre de stations pour accroître la couverture dans la collecte de données. Cela pourrait donner une meilleure interprétation sur la distribution spatiale du zooplancton dans le GSJ en incluant les espèces moins fréquentes. Une résolution d'échantillonnage plus élevée pourrait également donner plus d'informations sur le stock permanent réel de la biomasse du zooplancton.

Cette recherche a été réalisée durant une semaine en été, ce qui nous donne une image instantanée de l'état de la communauté zooplanctonique du GSJ. Nous suggérons d'effectuer des échantillonnages systématiques en augmentant la résolution des données temporelles. L'étude de la variabilité saisonnière et interannuelle est centrale pour décrire les processus écologiques tels que la succession et le développement communautaire du zooplancton (Levin, 1992). Cela a été montré par Sabatini *et al.* (2016) sur le plateau continental du sud de Patagonie, où les différences saisonnières dans les abondances du zooplancton ont été documentées, présentant les abondances maximales (2.6×10^6 ind. m^{-2}) à la fin de l'été.

Les recherches futures devraient également se concentrer sur la répartition verticale de la communauté zooplanctonique du GSJ afin d'accroître la connaissance de sa distribution spatiale non seulement horizontalement, mais verticalement et de son comportement migratoire verticale. De plus, des bouteilles de prélèvement et des filets avec une taille de maille plus petite (ex. : 30, 63, 150 μm) devraient être utilisés pour couvrir une plus large gamme de la communauté zooplanctonique, y compris le microzooplancton, les autres petites espèces de mesozooplancton ainsi que les œufs, les larves et les stades juvéniles des copépodes et autres taxons composants du macrozooplancton. Ceci permettrait de vérifier si le GSJ représente une zone de nurserie pour les espèces de plus grande mobilité, comme les euphausiacés et les amphipodes, dans les régions extérieures et adjacentes au golfe.

Dernièrement, pour des études futures dans le GSJ, des traits horizontaux ou obliques devraient être menés afin d'éviter de négliger et pour représenter pleinement l'abondance et la distribution du macrozooplancton. Cela va permettre une meilleure compréhension par rapport à la structure de l'ensemble de la communauté. Ce groupe a été sous-estimé dans cette recherche dû au petit volume d'eau filtré lors des traits verticaux fond-surface effectués. En outre, la fuite passive ou active des organismes à travers les mailles du filet est une source importante d'erreur qui persiste comme un biais de sous-estimation. La précision des estimations de l'abondance et la biomasse du macrozooplancton, donc,

pourrait être amélioré avec un plus grand nombre d'échantillons, en augmentant la vitesse de trait, le volume d'eau filtré et en effectuant des traits de nuit (Clutter et Anraku, 1968 ; Vanucci, 1968 ; Wiebe *et al.*, 1982).

Structure du réseau trophique du zooplancton

Le deuxième objectif de ce travail de recherche était d'étudier la structure trophique de la communauté zooplanctonique dans le GSJ pendant l'été austral, en utilisant la méthode des isotopes stables. Les résultats obtenus dans cette étude ont permis de faire une bonne description de la structure trophique. Pour cela, trois zones du GSJ (nord, central et sud) et ses réseaux trophiques ont été analysés et comparés. Des grandes différences des valeurs des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) ont été observées dans la matière organique particulaire (MOP) et les composants de la communauté zooplanctonique en comparant les trois zones et parmi les taxons analysés. L'hétérogénéité isotopique de ressources utilisées par le zooplancton peut-être la cause de la variabilité isotopique trouvée. La MOP du fond et de surface a montré des signatures isotopiques variables entre les trois zones du GSJ, avec des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus enrichies et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus appauvries en suivant l'axe du nord au sud (Fig. 10). Cela révèle que les sources de la MOP sont différentes dans les trois zones. Notamment, dans le nord du GSJ, ils ont été trouvés les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP les plus appauvries du golfe. La MOP provenant principalement de matériel terrigène ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très basses (ex. : plantes C3 dérivées du sol, $\delta^{13}\text{C} = -27\text{‰}$; Martineau *et al.*, 2004 ; Fry et Sherr, 1989). Les sols dans la partie nord du GSJ possèdent de fortes teneurs en matière organique (Coronato *et al.*, 2008). Alors, les valeurs appauvries en $\delta^{13}\text{C}$ trouvées dans le nord peuvent être expliquées par le transport de particules riches en matière organique transportées par les vents forts et persistants de l'ouest, car il n'y a pas de contribution fluviale significative dans le GSJ.

Étant donné que la MOP est composée de phytoplancton, de détritus, de bactéries et de microzooplancton (Riley, 1971 ; Fry, 1988 ; Lee *et al.*, 2004), un problème pas négligeable dans les études des réseaux trophiques planctoniques a été la séparation des algues des détritus et d'autres microorganismes afin d'obtenir les valeurs isotopiques appropriées pour le phytoplancton (Jones *et al.*, 1999). Comme dans presque toutes les études de ce genre, nous n'avons pas isolé le phytoplancton du reste de la MOP. De cette façon, tout en supposant que le phytoplancton est le principal contributeur à la MOP, une erreur peut être introduite dans les études. Compte tenu qu'une vaste gamme de particules présentes dans l'eau a été filtrée ensemble, les contributions de différentes sources alimentaires à $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont reflétées dans les mesures isotopiques de la MOP. La variation isotopique entre la MOP et le phytoplancton a été documentée dans certaines études des réseaux trophiques (ex. : Fry, 1988). La difficulté d'interprétation des résultats et la comparaison avec d'autres études de ce genre en raison de cet effet devraient être prises en compte.

Un patron général dans la structure du réseau trophique a été démontré, où les appendiculaires se trouvent au bas, les copépodes au milieu et les chaetognathes au sommet dans le nord et le centre du GSJ. Au sud, cette structure change et ces organismes montrent une diminution de leur NT. Cela peut être expliqué par le comportement alimentaire herbivore ou détritivore de ces animaux dans cette zone-ci, qui a été déjà rapporté par Grigor *et al.* (2015) dans l'Océan Arctique. Les vers sagittaires ont été signalés principalement comme prédateurs d'une vaste variété de zooplancton et des larves de poissons (Baier et Purcell, 1997) jouant un rôle important dans la dynamique des populations zooplanctoniques, surtout des copépodes (Alvarez-Cadena, 1993), en influençant leur abondance et éliminant une fraction significative de leur stock permanent (Giesecke et González, 2004). Les résultats de cette étude suggèrent que le rôle des chaetognathes comme prédateurs dominants devrait être revu dans l'équilibre écologique global de l'océan. Leur capacité à assimiler la matière organique particulaire pourrait expliquer la réussite des vers sagittaires en abondance et biomasse et le manque de relation

entre eux et la disponibilité des proies, observées dans certains environnements (Casanova *et al.*, 2012).

Concernant les copépodes, les signatures isotopiques ont varié dans l'ensemble du GSJ. Dans le nord, leurs signatures diffèrent considérablement et présentent une large gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, ce qui suggère une certaine différenciation du régime alimentaire assimilé. La différenciation au sein des niches trophiques par l'alimentation sélective pourrait être une stratégie pour diminuer la compétition entre les espèces du même groupe taxonomique (Turner, 1991). D'un autre côté, l'espace trophique étroit occupé par les copépodes dans la zone sud implique qu'il existe un chevauchement considérable sur le régime alimentaire entre ces petits crustacés.

La large gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ trouvées dans toute la communauté zooplanctonique dans les trois zones du GSJ (Tab. 8 ; Fig. 11) reflète différentes sources de carbone. Il a été observé un changement d'un réseau trophique plus appauvri en $\delta^{13}\text{C}$ dans le nord vers un réseau trophique plus enrichi dans le sud. Un tel gradient isotopique géographique n'a pas été signalé précédemment dans la région. L'utilisation des diverses sources de carbone montre tout d'abord que la plupart des différents taxons ne se déplaceraient pas dans l'ensemble du GSJ, mais se limiteraient à une zone particulière et y intégreraient une signature isotopique spécifique, qui peut varier d'une zone à l'autre. Afin d'élucider ces points, des études portant sur l'influence des courants sur la répartition du zooplancton pourraient être particulièrement utiles. Il faut cependant faire attention lorsque nous comparons des individus d'écosystèmes et d'environnements différents. Il devrait être considéré la variation naturelle des signatures isotopiques des producteurs primaires et secondaires, car les taux d'assimilation et de fixation de C et N pourraient être différents d'une région à l'autre, surtout plus élevés dans les latitudes moyennes (Rosas Luis et Lóor Andrade, 2015). Il faut aussi tenir en compte des temps d'intégration (c'est-à-dire, le *turnover* métabolique du carbone structural) des individus. Par exemple, les études de laboratoire à 25°C dans les post-larves de crevettes brunes ont atteint un équilibre isotopique avec leur alimentation en 8 – 23 jours (Fry et Arnold, 1982). Frazer *et al.* (1997)

a travaillé avec des larves de krill en simulant les températures hivernales et il a fallu 10 jours aux larves pour approcher la composition isotopique de leur nouvelle source alimentaire. Ainsi, les taux de *turnover* métabolique lents du C en hiver pourraient limiter l'utilité des isotopes stables dans les études trophiques pendant cette saison, en raison du fait que de longues périodes d'échantillonnage seraient nécessaires pour détecter les changements dans le régime alimentaire. Par contre, pendant les mois non-hivernaux, ces changements se manifestent rapidement dans la composition isotopique du zooplancton, étant une bonne représentation de l'état présent de la structure trophique, pendant l'été et le printemps. Une supposition de la technique des isotopes stables est qu'il existe une composition isotopique relativement constante du C produite par le phytoplancton. Néanmoins, des signaux isotopiques variables ont été trouvés selon les conditions environnementales de croissance dans des études de terrain et de laboratoire (Gearing *et al.*, 1984). Les écarts par rapport à cette supposition peuvent conduire à une large variabilité isotopique dans les systèmes avec une source de C majeur.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées chez le zooplancton dans le GSJ (Tab. 8 ; Fig. 11) ont permis de définir trois principales guildes trophiques : les détritivores/herbivores (ex. : appendiculaires) ; les omnivores (ex. : les stades de développement des copépodes) et les carnivores (ex : des espèces de copépodes tels que *Acartia* sp. dans les trois zones et les chaetognathes dans le nord et le centre, comme cela a été souligné précédemment). L'alimentation omnivore, définie par Thompson *et al.*, (2007) comme la capacité des organismes consommateurs à se nourrir des sources de matière organique de différents niveaux trophiques, contribue au partitionnement des niches trophiques et à une moindre compétition entre les espèces d'un même groupe trophique. Le nombre important de niveaux trophiques trouvés au nord et au centre par rapport au sud du golfe (Fig. 12, 13) révèle une plus grande diversité des niches trophiques, et la capacité des différents taxons à utiliser plusieurs sources d'alimentation.

Les résultats de cette étude de terrain appuient l'utilisation des isotopes stables de carbone et d'azote comme indicateur trophique dans le GSJ. Cette méthode a démontré

dans de nombreuses études son utilité comme moyen efficace pour étudier l'alimentation du zooplancton et résoudre ainsi la structure et relations trophiques dans tous les environnements aquatiques, à la fois dans les études de terrain et expérimentales (Corbisier *et al.*, 2004 ; Verschoor *et al.*, 2005 ; Jia *et al.*, 2016). Les études des relations et de la structure trophique ont été généralement fondées sur des conclusions de différentes approches méthodologiques, comme par exemple des observations des taux d'alimentation (Kiørboe, 1989) et l'analyse des contenus stomacaux (Beaudouin, 1973 ; Hopkins *et al.*, 1993). Cette dernière a été l'une des méthodes les plus anciennes et souvent utilisée pour déduire les relations trophiques dans les écosystèmes aquatiques. Cependant, chez les organismes plus petits ($< 800\mu\text{m}$) les études de ce genre sont délicates et nécessitent une grande habileté de manipulation. Cette technique n'est donc pas un outil très puissant pour le plancton appartenant à des communautés situées à la base du réseau trophique. Les techniques biochimiques telles que l'analyse des isotopes stables et des acides gras (Gautier, 2015) développées plus récemment ont permis l'élucidation des habitudes alimentaires des composantes plus petits du zooplancton ainsi que des niveaux trophiques inférieurs et microorganismes, en évitant une simplification et en permettant une description plus précise et représentative de la structure trophique du zooplancton.

Perspectives sur l'étude de la structure trophique dans le GSJ

Il aurait été intéressant dans cette étude de disposer de données de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du bactérioplancton, du phytoplancton et du microzooplancton isolés afin d'élucider les sources du C, les régimes alimentaires et les relations trophiques d'une façon plus précise. De plus, il est essentiel de discerner l'importance de diverses sources de MOP. Nous aurions alors pu résoudre certaines incertitudes, comme par exemple, quel est exactement l'élément que le zooplancton consomme au sud du golfe, discuté dans la section précédente. La découverte de la boucle microbienne (Azam *et al.*, 1983) a élargi la vision des réseaux trophiques marins. Il est devenu évident que les réseaux trophiques planctoniques marins sont plus complexes et dynamiques que l'on pensait autrefois. Il a été

signalé que des métazoaires peuvent se nourrir directement du détritus. En conséquence, les métazoaires et les bactéries peuvent à un degré considérable partager des ressources communes (partition de niche). Les microorganismes, conjointement avec les métazoaires, sont importants pour la stabilité des communautés planctoniques à travers leurs rôles en tant que minéralisateurs rapides de la matière organique (Pomeroy et Wiebe, 1988). Le zooplancton ne se nourrit pas seulement du phytoplancton, mais aussi des protistes hétérotrophes, reliant la boucle microbienne à la chaîne pélagique classique (Pomeroy, 1974, Porter, 1996 ; Turner, 2004). La production bactérienne dans le cadre de la boucle microbienne couplée à la chaîne alimentaire classique exerce un contrôle *bottom-up* positif comme source alimentaire complémentaire (Porter, 1996). La bactériophagie peut augmenter l'efficacité de la boucle microbienne, si les organismes micro et mesozooplanctoniques qui se nourrissent des bactéries sont directement consommés par l'ichtyoplancton, par exemple, ou d'autres consommateurs des niveaux trophiques supérieurs (Turner et Tester, 1992).

De futurs travaux pourraient aussi inclure des mesures isotopiques inter-saisonnières, qui permettraient de détecter la variabilité temporelle dans le régime alimentaire de la communauté du zooplancton. Il a été démontré que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton et du zooplancton ont augmenté au cours de la floraison du printemps, en soutenant que plusieurs facteurs, comme par exemple la température, ont peut-être contribué à la variabilité isotopique observée avec le temps pendant tout le cycle de production du printemps (Goering *et al.*, 1990). Notamment, le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton a varié avec le stade du cycle de production. Il est donc nécessaire de procéder à des échantillonnages temporels systématiques pour suivre toute la dynamique du réseau trophique du plancton dans le GSJ.

Finalement, l'utilisation des analyses des contenus stomacaux et des acides gras seraient aussi des bonnes approches complémentaires pour étudier les relations trophiques et la structure des réseaux trophiques du milieu pélagique, chacune ayant des points forts et des inconvénients (Schmidt *et al.*, 2006, López Ibarra, 2009). Une combinaison de ces deux

méthodes couplées aux analyses des isotopes stables serait un outil puissant pour ajouter des informations importantes dans la structure trophique du zooplancton dans le GSJ. En synthèse, cette partie de la recherche représente une contribution pertinente fournissant des informations sur la structure du réseau trophique du zooplancton dans le GSJ, ce que va permettre de mieux comprendre le fonctionnement écosystémique global dans cet environnement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abe, Y., Miyamoto, H., Saito, R., Matsuno, K., Yamaguchi, A., & Imai, I. (2016). Comparative ecology of three dominant pelagic chaetognaths (*Eukrohnia hamata*, *Parasagitta elegans*, *Pseudosagitta scrippsae*) in the Oyashio region during the spring phytoplankton bloom. *Regional Studies in Marine Science*, 8, 122-132.
- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M., & Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. *Journal of Marine systems*, 44(1-2), 83-105.
- Akselman, R. (1996). Estudios ecológicos en el Golfo San Jorge y adyacencias (Atlántico sudoccidental). Distribución, abundancia y variación estacional del fitoplancton en relación a factores físico-químicos y la dinámica hidrológica. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina, 234 pp.
- Aleman, D., Acha, E. M., & Iribarne, O. O. (2014). Marine fronts are important fishing areas for demersal species at the Argentine Sea (Southwest Atlantic Ocean). *Journal of sea research*, 87, 56-67.
- Allredge, A. L. (1976). Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. *Limnol. Oceanogr*, 21(1), 14-23.
- Allredge, A. L., & Silver, M. W. (1988). Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progress in oceanography*, 20(1), 41-82.
- Alvarez-Cadena, J. N. (1993). Feeding of the chaetognath *Sagitta elegans* Verrill. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 36(2), 195-206.
- Andrade, C., Ríos, C., Gerdes, D., & Brey, T. (2016). Trophic structure of shallow-water benthic communities in the sub-Antarctic Strait of Magellan. *Polar Biology*, 39(12), 2281-2297.
- Antacli, J. C., Sabatini, M. E., Silva, R. I., Hernández, D. R., Jaureguizar, A. J., & Akselman, R. (2014). Feeding and reproductive activity of the copepods *Drepanopus forcipatus* and *Calanus australis* during late summer on the Southern patagonian shelf (Argentina, 47°-55° S). *Brazilian Journal of Oceanography*, 62(4), 295-314.

- Atkinson, A. (1996). Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment: ciliate predation, food selectivity and impact on prey populations. *Marine Ecology Progress Series*, 130, 85-96.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 257-263.
- Baier, C. T., & Purcell, J. E. (1997). Trophic interactions of chaetognaths, larval fish, and zooplankton in the South Atlantic Bight. *Marine Ecology Progress Series*, 43-53.
- Bautista, B., & Harris, R. P. (1992). Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 41-50.
- Beaudouin, J. (1973). Etude préliminaire du zooplancton du Détroit de Davis. Relations trophiques entre zooplancton et poissons. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 37(1), 69-76.
- Bertolotti, M. I., Brunetti, N. E., Carreto, J. I., Prenski, L. B., & Sanchez, R. P. (1996). Influence of shelf-break fronts on shellfish and fish stocks off Argentina. [Influencia del frente de talud en moluscos y stocks de peces de Argentina]. *ICES. CM*, 41.
- Bianchi, A., Massonneau, M., & Olivera, R. M. (1982). Análisis estadístico de las características TS del sector austral de la plataforma continental argentina. *Acta Oceanográfica Argentina*, 3.
- Boltovskoy, D. (1975). Some biometrical, ecological, morphological and distributional aspects of Chaetognata. *Hydrobiologia*, 46(4), 515-534.
- Boltovskoy, D. (1981). Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. *Publicaciones especiales INIDEP*, Mar del Plata, 936 pp.
- Bray, J.R., Curtis, J.T., (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27, 325-349.
- Brugnano, C., Bergamasco, A., Granata, A., Guglielmo, L., & Zagami, G. (2010). Spatial distribution and community structure of copepods in a central Mediterranean key region (Egadi Islands—Sicily Channel). *Journal of Marine Systems*, 81(4), 312-322.
- Capitanio, F. L., & Esnal, G. B. (1998). Vertical distribution of maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the frontal system off Valdés Peninsula, Argentina. *Bulletin of Marine Science*, 63(3), 531-539.

- Capitanio, F. L., Pájaro, M., & Esnal, G. B. (2005). Appendicularians: an important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(5), 414-419.
- Casanova, J. P., Barthelemy, R., Duvert, M., & Faure, E. (2012). Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs. *Hypotheses in the Life Sciences*, 2(1), 20-29.
- Castellani, C., Irigoien, X., Harris, R. P., & Lampitt, R. S. (2005). Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 288, 173-182.
- Cepeda, G. D., Sabatini, M. E., Scioscia, C. L., Ramírez, F. C., & Viñas, M. D. (2016). On the uncertainty beneath the name *Oithona similis* Claus, 1866 (Copepoda, Cyclopoida). *ZooKeys*, (552), 1.
- Chew, L. L., Chong, V. C., Tanaka, K., & Sasekumar, A. (2012). Phytoplankton fuel the energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 7-24.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M., (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment Research Council, Plymouth*, 144 pp.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 265-278.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. 2006. « PRIMER V6: User Manual/Tutorial ». *Plymouth: Primer-E Ltd.*
- Clutter, R. I., & Anraku, M. (1968). Avoidance of samplers. In: *Zooplankton sampling*, UNESCO (4): 57-76.
- Coat, S. (2009). Identification du réseau trophique de rivière et étude de sa contamination par les pesticides organochlorés (chlordécone et β -HCH) en Guadeloupe. PhD thesis, Université des Antilles et de la Guyane, 209 pp.
- Commendatore, M. G., Esteves, J. L., & Colombo, J. C. (2000). Hydrocarbons in coastal sediments of Patagonia, Argentina: levels and probable sources. *Marine Pollution Bulletin*, 40(11), 989-998.
- Corbisier, T. N., Petti, M. A., Skowronski, R. S., & Brito, T. A. (2004). Trophic relationships in the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, Antarctica): $\delta^{13}\text{C}$ stable-isotope analysis. *Polar Biology*, 27(2), 75-82.

- Coronato, A. M., Coronato, F., Mazzoni, E., & Vázquez, M. (2008). The physical geography of Patagonia and Tierra del Fuego. *Developments in Quaternary Sciences*, 11, 13-55.
- Cucchi Colleoni, D., & Carreto, J. I. (2001). Variación estacional de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo San Jorge. Resultados de las campañas de investigación OB-01/00, OB-03/00, OB-07/00, OB-10/00 y OB-12/00. *Technical report INIDEP*. DNI-INIDEP, 49: 30 pp.
- Cushing, D. H. (1972). The production cycle and the numbers of marine fish. *Conservation and productivity of natural waters*, 29, 213-232.
- Cushing, D. H. (1984). The gadoid outburst in the North Sea. *Journal du Conseil*, 41(2), 159-166.
- De Ciechowski, J. D., & Sánchez, R. P. (1983). Relationship between ichthyoplankton abundance and associated zooplankton biomass in the shelf waters off Argentina. *Biological Oceanography*, 3(1), 77-101.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45(3), 341-351.
- Derisio, C. (2012). El rol del frente de mareas de Península Valdés en el control de la comunidad zooplanctónica.[The role of the Península Valdés tidal front in the control of zooplankton community]. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 134 pp.
- De Ruiter, P. C., Wolters, V., & Moore, J. C. (2005). Dynamic food webs. In *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change* (Vol. 3) (De Ruiter, P. C., Wolters, V., & Moore, J. C., eds), Academic Press, pp. 3-9.
- Dong, H. P., Wang, D. Z., Dai, M., & Hong, H. S. (2010). Characterization of particulate organic matter in the water column of the South China Sea using a shotgun proteomic approach. *Limnology and Oceanography*, 55(4), 1565-1578.
- Drouin, A. (2006). Comparaison des communautés d'invertébrés entre des lacs avec et sans omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Master's thesis, University of Quebec in Chicoutimi, Quebec, 95 pp.
- Duffy, J. E., & Stachowicz, J. J. (2006). Why biodiversity is important to oceanography: potential roles of genetic, species, and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 179-189.

- Durán, A., Morrás, H., Studdert, G., & Liu, X. (2011). Distribution, properties, land use and management of Mollisols in South America. *Chinese Geographical Science*, 21(5), 511.
- Favier, J.-B., (2013). Détermination de la niche écologique du complexe d'espèces *Eurytemora affinis* dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec, 124 pp.
- Fenchel, T. (1988). Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 19-38.
- Fernández Aráoz, N. C. (1994). Estudios sobre la biomasa de Copepoda (Crustacea) con especial énfasis en Calanoida del Atlántico Sudoccidental. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 202 pp.
- Fernández-Severini, M. D., & Hoffmeyer, M. S. (2005). Mesozooplankton assemblages in two bays in the Beagle Channel (Argentina) during January, 2001. *Scientia Marina*, 69(S2), 27-37.
- Fernández, M., Carreto, J. I., Mora, J., & Roux, A. (2005). Physico-chemical characterization of the benthic environment of the Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(6), 1317-1328.
- Fernández, M., Mora, J., Roux, A., Colleoni, D. A. C., & Gasparoni, J. C. (2008). New contribution on spatial and seasonal variability of environmental conditions of the Golfo San Jorge benthic system, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 88(02), 227-236.
- Flores Melo, E. X. (2017). Réponse du phytoplancton au cycle de marée vive-eau/morte-eau, dans en front de marée au sud du golfe San Jorge, Patagonie argentine. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec (accepted).
- Fofonoff, N. P., & Millard, R. C. (1983). Algorithms for computation of fundamental properties of seawater. *Unesco Technical Papers in Marine Science*, 44: 53.
- Frazer, T. K., Ross, R. M., Quetin, L. B., & Montoya, J. P. (1997). Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, *Euphausia superba* Dana: a stable isotope approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 212(2), 259-275.
- Fry, B., & Arnold, C. (1982). Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54(2), 200-204.
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33(5), 1182-1190.

- Fry, B., & Sherr, E. B. (1989). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In *Stable Isotopes in Ecological Research*, Springer New York, 196-229.
- Fry, B., & Wainright, S. C. (1991). Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 149-157.
- Galván, D. E., Botto, F., Parma, A. M., Bandieri, L., Mohamed, N., & Iribarne, O. O. (2009). Food partitioning and spatial subsidy in shelter-limited fishes inhabiting patchy reefs of Patagonia. *Journal of Fish Biology*, 75(10), 2585-2605.
- Gautier, F. (2015). Fonctionnement des réseaux trophiques des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Petites Antilles): apports des isotopes stables et des acides gras. Doctoral dissertation, Antilles, 202 pp.
- Gearing, J. N., Gearing, P. J., Rudnick, D. T., Requejo, A. G., & Hutchins, M. J. (1984). Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5), 1089-1098.
- Giesecke, R., & González, H. E. (2004). Feeding of *Sagitta enflata* and vertical distribution of chaetognaths in relation to low oxygen concentrations. *Journal of Plankton Research*, 26(4), 475-486.
- Glembocki, N. G., Williams, G. N., Góngora, M. E., Gagliardini, D. A. & Orensanz, J. M. L. (2015). Synoptic oceanography of San Jorge Gulf (Argentina): A template for Patagonian red shrimp (*Pleoticus muelleri*) spatial dynamics. *Journal of Sea Research*, 95, 22-35.
- Goering, J., Alexander, V., & Haubenstock, N. (1990). Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 30(3), 239-260.
- Góngora, M. E., González-Zevallos, D., Pettovello, A., & Mendía, L. (2012). Caracterización de las principales pesquerías del Golfo San Jorge Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic research*, 40(1), 1-11.
- González, H. E., & Smetacek, V. (1994). The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Marine Ecology Progress Series*, 113(3), 233-246.
- Gonzalez, A., & Marin, V. H. (1998). Distribution and life cycle of *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* (Copepoda) in Chilean coastal waters: a GIS approach. *Marine Ecology Progress Series*, 165, 109-117.

- Grigor, J. J., Marais, A. E., Falk-Petersen, S., & Varpe, Ø. (2015). Polar night ecology of a pelagic predator, the chaetognath *Parasagitta elegans*. *Polar Biology*, 38(1), 87-98.
- Guerrero, R. A. & Piola, A. R. (1997) "Masas de agua de la Plataforma Continental Argentina". In: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*; Tomo 1: Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y características ambientales, Edition: Mayo 1997, Chapter: Tomo 1, Publisher: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Editors: Enrique E Boschi, 107-118.
- Guglielmo, L., Antezana, T., Crescenti, N. & Granata, A. (1997). *Atlas of Marine Zooplankton, Straits of Magellan: Amphipods, mysids, euphausiids, ostracods, chaetognaths*. L. Guglielmo & A. Ianora (eds) Springer-Verlag, Berlin, 279 pp.
- Hamame, M., & Antezana, T. (2010). Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within Southern Chilean fjords. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(7), 642-651.
- Harper, J. L., & Hawksworth, D. L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345, 5-12.
- Hawke, D. J., & Clark, J. M. (2010). Isotopic signatures ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of blue penguin burrow soil invertebrates: carbon sources and trophic relationships. *New Zealand Journal of Zoology*, 37(4), 313-321.
- Heron, G. A., & Bowman, T. E. (1971). Postnaupliar developmental stages of the copepod crustaceans *Clausocalanus laticeps*, *C. brevipes*, and *Ctenocalanus citer* (Calanoida: Pseudocalanidae). *Biology of the Antarctic Seas IV*, 141-165.
- Hidalgo, P., & Escribano, R. (2007). Coupling of life cycles of the copepods *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* to upwelling induced variability in the Central-Southern region of Chile. *Progress in Oceanography*, 75(3), 501-517.
- Hobson, K. A., Fisk, A., Karnovsky, N., Holst, M., Gagnon, J. M., & Fortier, M. (2002). A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(22), 5131-5150.
- Hopcroft, R. R., & Roff, J. C. (1995). Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *Journal of Plankton Research*, 17(2), 205-220.
- Hopcroft, R. R., & Roff, J. C. (1998). Production of tropical larvaceans in Kingston Harbour, Jamaica: are we ignoring an important secondary producer? *Journal of Plankton Research*, 20(3), 557-569.

- Hopcroft, R. R., Roff, J. C., & Bouman, H. A. (1998). Zooplankton growth rates: the larvaceans *Appendicularia*, *Fritillaria* and *Oikopleura* in tropical waters. *Journal of Plankton Research*, 20(3), 539-555.
- Hopkins, T. L., Lancraft, T. M., Torres, J. J., & Donnelly, J. (1993). Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea marginal ice zone in winter (1988). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40(1), 81-105.
- Hunter, J. R. (1981). Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. R. Lasker (ed), 1, 34-77.
- Hulsemann, K. (1991). The copepodid stages of *Drepanopus forcipatus* Giesbrecht, with notes on the genus and a comparison with other members of the family Clausocalanidae (Copepoda Calanoida). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 45(1), 199.
- Ivanovic, M. L., & Brunetti, N. E. (1994). Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Science*, 6(2), 185-193.
- Iversen, M., & Poulsen, L. K. (2007). Coprohexy, coprophagy, and coprochaly in the copepods *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, and *Oithona similis*. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 79-89.
- Jia, Z., Swadling, K. M., Meiners, K. M., Kawaguchi, S., & Virtue, P. (2016). The zooplankton food web under East Antarctic pack ice—a stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 131, 189-202.
- Jones, R. I., Grey, J., Sleep, D., & Arvola, L. (1999). Stable isotope analysis of zooplankton carbon nutrition in humic lakes. *Oikos*, 97-104.
- Kaminski, J. (2017). Analyses spatiales de la biodiversité benthique du golfe San Jorge, Argentine. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec (accepted).
- Kattner, G., Albers, C., Graeve, M., & Schnack-Schiel, S. B. (2003). Fatty acid and alcohol composition of the small polar copepods, *Oithona* and *Oncaea*: indication on feeding modes. *Polar Biology*, 26(10), 666-671.
- Kjørboe, T. (1989). Phytoplankton growth rate and nitrogen content: Implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 55(2), 229-234.
- Kjørboe, T. (1993). Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29, 1-72.

- Kjørboe, T. (1997). Population regulation and role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs. *Hydrobiologia*, 363(1-3), 13-27.
- Klotz, P. (2017). Dynamique du plancton dans le golfe de San Jorge, Argentine : modélisation et simulation des réponses face aux perturbations. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec (accepted).
- Koppelman, R., Böttger-Schnack, R., Möbius, J., & Weikert, H. (2009). Trophic relationships of zooplankton in the eastern Mediterranean based on stable isotope measurements. *Journal of Plankton Research*, 31(6), 669-686.
- Lacroix, G., & Danger, M. (2008). Des réseaux trophiques au fonctionnement des écosystèmes lacustres : vers une intégration de l'hétérogénéité et de la complexité. *Revue des sciences de l'eau: /Journal of Water Science*, 21(2), 155-172.
- Lampitt, R. S., & Gamble, J. C. (1982). Diet and respiration of the small planktonic marine copepod *Oithona nana*. *Marine Biology*, 66(2), 185-190.
- Latorre, M. P. (2017). Contrôle environnemental de la structure et de la distribution de la communauté microbienne dans le Golfe de San Jorge, Argentine. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec (accepted).
- Lavaniegos, B. & Cadena-Ramírez, J. (2012). Aporte del zooplancton migrante al flujo vertical de carbono frente a Baja California. In book: *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: síntesis a 2011*, Chapter: 2.8, Publisher: Instituto Nacional de Ecología/Programa Mexicano del Carbono, México, D.F., Editors: Paz F., Cuevas R.M., 514-519.
- Lee, C., Wakeham, S., & Arnosti, C. (2004). Particulate organic matter in the sea: the composition conundrum. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(8), 565-575.
- Lee, O., Nash, R. D. M., & Danilowicz, B. S. (2005). Small-scale spatio-temporal variability in ichthyoplankton and zooplankton distribution in relation to a tidal-mixing front in the Irish Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 62(6), 1021-1036.
- Legendre, P., & Fortin, M. J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80(2), 107-138.
- Legendre, L., & Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41(1), 153-172.
- Lenz, J. (2000). In: *Ices Zooplankton Methodology Manual*, Academic Press, London, p. 1 – 32.

- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.
- Lonsdale, D. J., Heinle, D. R., & Siegfried, C. (1979). Carnivorous feeding behavior of the adult calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 36(3), 235-248.
- Longhurst, A. R., & Harrison, W. G. (1989). The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22(1), 47-123.
- López Ibarra, G. A. (2009). Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical. Doctoral dissertation. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 92pp.
- Louge, E. B., Reta, R. A. Ú. L., Santos, B. A., & Hernandez, D. R. (2004). Variaciones interanuales (1995-2000) de la temperatura y la salinidad registradas en los meses de enero en el Golfo San Jorge y aguas adyacentes (43 S-47 S). *Revista de Investigación y Desarrollo. Pesquero*, 16, 27-42.
- Mackas, D. L., Tsurumi, M., Galbraith, M. D., & Yelland, D. R. (2005). Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: II. Mechanisms of eddy colonization by and retention of offshore species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(7), 1011-1035.
- Mackas, D. L., & Beaugrand, G. (2010). Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems*, 79(3), 286-304.
- Mackas, D. L., Tsurumi, M., Galbraith, M. D., & Yelland, D. R. (2005). Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: II. Mechanisms of eddy colonization by and retention of offshore species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(7), 1011-1035.
- Mann, K. H., & Lazier, J. R. (2013). *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*. John Wiley & Sons.
- Márquez, B., Díaz-Ramos, J., Troccoli, L., Marín, B., & Varela, R. (2009). Densidad, biomasa y composición del zooplancton, en el estrato superficial de la cuenca de Cariaco, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(3), 737-749.
- Marrari, M., Viñas, M. D., Martos, P., & Hernández, D. (2004). Spatial patterns of mesozooplankton distribution in the Southwestern Atlantic Ocean (34–41 S) during austral spring: relationship with the hydrographic conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 61(4), 667-679.

- Martineau, C., Vincent, W. F., Frenette, J. J., & Dodson, J. J. (2004). Primary consumers and particulate organic matter: isotopic evidence of strong selectivity in the estuarine transition zone. *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1679-1686.
- Massé-Beaulne V. (2017). Métabolisme de la communauté microbienne et flux de carbone à court terme dans le golfe San Jorge, Patagonie (Argentine). Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec, 92 pp.
- Mazzocchi, M. G., G. Zagami, A. Ianora, L. Guglielmo, N. Crescenti & J. Hure (1995). *Atlas of marine zooplankton, Straits of Magellan: Copepods*. In: Guglielmo, L. & Ianora, A. (eds.). Springer-Verlag, Berlin, 279 pp.
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390.
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta*, 48(5), 1135-1140.
- Molinero, J. C., Ibanez, F., Souissi, S., Bosc, E., & Nival, P. (2008). Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *Journal of Marine Systems*, 69(3), 271-282.
- Nocera, A. C. (2017) Modelling of biological and physical processes influencing biogenic sinking particles in the San Jorge Gulf, Patagonia, Argentina. Master's thesis, University of Quebec in Rimouski, Quebec, pp 96 (accepted).
- Padovani, L. N., Viñas, M. D., Sánchez, F., & Mianzan, H. (2012). Amphipod-supported food web: *Themisto gaudichaudii*, a key food resource for fishes in the Southern Patagonian Shelf. *Journal of Sea Research*, 67(1), 85-90.
- Palma, E. D., & Matano, R. P. (2012). A numerical study of the Magellan Plume. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C5).
- Palma, E. D., Matano, R. P., & Piola, A. R. (2004). A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Barotropic response to tidal and wind forcing. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C8).
- Palma, E. D., Matano, R. P., & Piola, A. R. (2008). A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Stratified ocean response to local and offshore forcing. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(C11).
- Paparazzo, F. E., Williams, G. N., Pisoni, J. P., Solís, M., Esteves, J. L., & Varela, D. E. (2017). Linking phytoplankton nitrogen uptake, macronutrients and chlorophyll-a in

- SW Atlantic waters: The case of the Gulf of San Jorge, Argentina. *Journal of Marine Systems*, 172, 43-50.
- Parsons, T.R., Maita, Y. & Lalli, C.M. (1984). *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, 173 pp.
- Pérez Seijas, G.M., Ramírez, F.C. & Viñas, M.D. (1987). Variaciones de la abundancia numérica y biomasa del zooplancton de red en el golfo San Jorge (Año 1985). *Rev. Invest. Des. Pesq.*, 7: 5 - 20.
- Persic, A., Roche, H., & Ramade, F. (2004). Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(2), 261-272.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 293-320.
- Peterson, B. J., Howarth, R. W., Lipschultz, F., & Ashendorf, D. (1980). Salt marsh detritus: an alternative interpretation of stable carbon isotope ratios and the fate of *Spartina alterniflora*. *Oikos*, 173-177.
- Peterson, B., Fry, B., Hullar, M., Saupe, S., & Wright, R. (1994). The distribution and stable carbon isotopic composition of dissolved organic carbon in estuaries. *Estuaries and Coasts*, 17(1), 111-121.
- Pinel-Alloul, B., & Pont, D. (1991). Spatial distribution patterns in freshwater macrozooplankton: variation with scale. *Canadian Journal of Zoology*, 69(6), 1557-1570.
- Pomeroy, L. R. (1974). The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24(9), 499-504.
- Pomeroy, L. R., & Wiebe, W. J. (1988). Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia*, 159(1), 7-18.
- Pond, D. W., & Ward, P. (2011). Importance of diatoms for *Oithona* in Antarctic waters. *Journal of Plankton Research*, 33(1), 105-118.
- Porter, K. 1996. Integrating the microbial loop and the classic grazer food chain into a realistic planktonic food web. In: Polis G, Winemiller KO (eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, 51-59.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.

- Price, H. J., Boyd, K. R., & Boyd, C. M. (1988). Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Biology*, 97(1), 67-77.
- Ramírez, F. C. (1971). Eufáusidos de algunos sectores del Atlántico Sudoccidental.[Euphausiids from some sectors of the Southwest Atlantic ocean.]. *Physis*, 30(81), 385-405.
- Ramírez, F. C., & Sabatini, M. E. (2000). The occurrence of Calanidae species in waters off Argentina. *Hydrobiologia*, 439(1-3), 21-42.
- Rau, G. H., Hopkins, T. L., & Torres, J. J. (1991). N-15/N-14 and C-13/C-12 in Weddell Sea Invertebrates: Implications for Feeding Diversity. *Marine Ecology Progress Series*, 77(1), 1-6.
- Riera, P., & Richard, P. (1997). Temporal variation of $\delta^{13}\text{C}$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series*, 147, 105-115.
- Riley, G. A. (1971). Particulate organic matter in sea water. *Advances in Marine Biology*, 8, 1-118.
- Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., Conde, D., Sellanes, J., & Urrutia, R. (2008). Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 69-83.
- Rosas Luis, R. & Loor Andrade, P. (2015). Isotopos estables de nitrógeno y carbono para entender la ecología trófica de los organismos marinos. *Boletín de la Asociación Argentina de Malacología*, 4(2):19-22.
- Roux A. & Fernández, M. (1997). Caracterización de los fondos de pesca del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* en el golfo San Jorge y litoral de la provincia de Chubut, Argentina. *Technical report INIDEP*, N° 13, 28 pp.
- Sabatini, M. (2004). Características ambientales, reproducción y alimentación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en su habitatreproductivo patagónico. Síntesis y perspectivas. *Revista de Invesigación y. Desarrollo Pesquero*, 16: 15-25.
- Sabatini, M. E., & Colombo, G. L. A. (2001). Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinian shelf off Southern Patagonia (45°-55° S). *Scientia Marina*, 65(1), 21-31.

- Sabatini, M. E., Ramírez, F. C., & Martos, P. (2000). Distribution pattern and population structure of *Calanus australis* Brodsky, 1959 over the Southern Patagonian Shelf off Argentina in summer. *ICES Journal of Marine Science*, 57(6), 1856-1866.
- Sabatini, M., Giménez, J., & Rocco, V. (2001). Características del zooplancton del área costera de la plataforma patagónica austral (Argentina). *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 17 : 245-254.
- Sabatini, M., Reta, R., & Matano, R. (2004). Circulation and zooplankton biomass distribution over the Southern Patagonian shelf during late summer. *Continental Shelf Research*, 24(12), 1359-1373.
- Sabatini, M., Ramírez, F., & Bradford-Grieve, J. (2007). Redescription of *Calanoides carinatus* (Krøyer)(Copepoda: Calanoida: Calanidae) with a discussion on the status of related species. *Invertebrate Systematics*, 21(4), 341-364.
- Sabatini, M. E., Reta, R., Lutz, V. A., Segura, V., & Daponte, C. (2016). Influence of oceanographic features on the spatial and seasonal patterns of mesozooplankton in the Southern Patagonian shelf (Argentina, SW Atlantic). *Journal of Marine Systems*, 157, 20-38.
- Sánchez, F. (2009). Alimentación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) en el Golfo San Jorge y aguas adyacentes. *Technical report INIDEP*, N° 75, 21 pp.
- Sánchez, F., & Prenski, L. B. (1996). Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo pesquero*, 10, 57-71.
- Santos, B. A., & Ramírez, F. C. (1991). Variación estacional de las asociaciones de copépodos en una transecta de la plataforma Argentina. *Boletim du Insituto Oceanográfico, S Paulo*, 39(1), 71-86.
- Sato, N. E., Hernández, D., & Viñas, M. D. (2011). Hábitos alimentarios de *Sagitta friderici* Ritter-Záhony en las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bulletin of Marine and Coastal Research*. 40(1), 59-74.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Petzke, K. J., Voss, M., & Pond, D. W. (2006). Protozoans as a food source for Antarctic krill, *Euphausia superba*: Complementary insights from stomach content, fatty acids, and stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 2409-2427.
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1256-1263.

- Smetacek, V., Assmy, P., & Henjes, J. (2004). The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarctic Science*, 16(04), 541-558.
- Smoot, C. A., & Hopcroft, R. R. (2016). Cross-shelf gradients of epipelagic zooplankton communities of the Beaufort Sea and the influence of localized hydrographic features. *Journal of Plankton Research*, 39(1), 65-78.
- Smyntek, P. M., Teece, M. A., Schulz, K. L., & Thackeray, S. J. (2007). A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2135-2146.
- Spinelli, M. L., Pájaro, M., Martos, P., Esnal, G. B., Sabatini, M., & Capitanio, F. L. (2012). Potential zooplankton preys (Copepoda and Appendicularia) for *Engraulis anchoita* in relation to early larval and spawning distributions in the Patagonian frontal system (SW Atlantic Ocean). *Scientia Marina*, 76(1), 39-47.
- Spinelli, M. L. (2013). Ecología del mesozooplankton (Appendicularia y Copepoda) en aguas costeras Norpatagónicas (42-46 S): ciclo anual y relaciones tróficas. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 165 pp.
- Sylwan, C. A. (2001). Geology of the Golfo San Jorge Basin, Argentina. Geología de la Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of Iberian Geology*, 27, 123-158.
- Temperoni, B. (2015). Análisis de la alimentación de larvas y juveniles del “stock” patagónico de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) en relación con la composición taxonómica, abundancia y calidad nutricional del zooplancton. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 198 pp.
- Temperoni, B., & Viñas, M. D. (2013). Food and feeding of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) larvae in the Patagonian nursery ground. *Fisheries Research*, 148, 47-55.
- Temperoni, B., Viñas, M. D., Martos, P., & Marrari, M. (2014). Spatial patterns of copepod biodiversity in relation to a tidal front system in the main spawning and nursery area of the Argentine hake *Merluccius hubbsi*. *Journal of Marine Systems*, 139, 433-445.
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*, 88(3), 612-617.
- Thompson, G. A., Dinofrio, E. O., & Alder, V. A. (2013). Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters

- of the Southwestern Atlantic Ocean during summer. *Journal of Plankton Research*, 35(3), 610-629.
- Thornton, S. F., & McManus, J. (1994). Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 38(3), 219-233.
- Tonini, M., Palma, E. D., & Rivas, A. (2006). Modelo de alta resolución de los Golfos Patagónicos. *Mecánica Computacional*, 25, 1441-1460.
- Turner, J.T. (1984). The feeding ecology of some zooplankters that are important prey of larval fish. NOAA. *Technical report NMFS*, 7, 1-28.
- Turner, J. T. (1991). Zooplankton feeding ecology: Do co-occurring copepods compete for the same food? *Reviews in Aquatic Sciences*, 5, 101-195.
- Turner, J. T. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 43(2), 255-266.
- Turner, J. T., & Granéli, E. (1992). Zooplankton feeding ecology: grazing during enclosure studies of phytoplankton blooms from the west coast of Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157(1), 19-31.
- Turner, J. T., & Tester, P. A. (1992). Zooplankton feeding ecology: bacterivory by metazoan microzooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 160(2), 149-167.
- Turner, J. T., Hopcroft, R. R., Lincoln, J. A., Huestis, C. S., & Tester, P. A. (1998). Zooplankton feeding ecology: grazing by marine copepods and cladocerans upon phytoplankton and cyanobacteria from Kingston Harbour, Jamaica. *Marine Ecology*, 19(3), 195-208.
- Vanucci, M. (1968). Loss of organisms through the meshes. In: *Zooplankton sampling*, UNESCO, (5): 77-86.
- Verschoor, A. M., Boonstra, H., & Meijer, T. (2005). Application of stable isotope tracers to studies of zooplankton feeding, using the rotifer *Brachionus calyciflorus* as an example. *Hydrobiologia*, 546(1), 535-549.
- Vinuesa, J. H. (2005). Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40(1), 7-21.
- Viñas, M. D., & Ramírez, F. C. (1996). Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from Patagonian spawning area in relation to food availability.[Análisis de conductos

- digestivos de larvas de anchoíta de primera alimentación en las áreas de desove patagónica en relación con la disponibilidad de alimento]. *Archive of Fishery and Marine Research*, 43(3), 231-256.
- Viñas, M. D., Ramírez, F. C., Santos, B. A., & Pérez Seijas, G. M. (1992). Zooplankton distributed in the Northpatagonian nursery and spawning ground of the hake (*Merluccius hubbsi*). [Zooplankton distribuído en el área de desove y de crianza norpatagónica de la merluza (*Merluccius hubbsi*)]. *Frente Marítimo*, 11, 105-113.
- Viñas, M. D., Negri, R. M., Ramírez, F. C., & Hernández, D. (2002). Zooplankton assemblages and hydrography in the spawning area of anchovy (*Engraulis anchoita*) off Rio de la Plata estuary (Argentina–Uruguay). *Marine and Freshwater Research*, 53(6), 1031-1043.
- Voronina, N. M. (1998). Comparative abundance and distribution of major filter-feeders in the Antarctic pelagic zone. *Journal of Marine Systems*, 17(1), 375-390.
- Wada, E., Terazaki, M., Kabaya, Y., & Nemoto, T. (1987). ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(5-6), 829-841.
- Wainright, S. C., Haney, J. C., Kerr, C., Golovkin, A. N., & Flint, M. V. (1998). Utilization of nitrogen derived from seabird guano by terrestrial and marine plants at St. Paul, Pribilof Islands, Bering Sea, Alaska. *Marine Biology*, 131(1), 63-71.
- Ward, P., Whitehouse, M., Shreeve, R., Thorpe, S., Atkinson, A., Korb, R., ... & Young, E. (2007). Plankton community structure South and west of South Georgia (Southern Ocean): Links with production and physical forcing. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(11), 1871-1889.
- Ward, B. A., Dutkiewicz, S., & Follows, M. J. (2013). Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top–down and bottom–up controls. *Journal of Plankton Research*, 36(1), 31-47.
- Wiebe, P. H., Boyd, S. H., Davis, B. M., & Cox, J. L. (1982). Avoidance of towed nets by the euphausiid *Nematoscelis megalops*. *Fisheries Bulletin*, 80(1), 75-91.
- Yorio, P. (2001). Antecedentes para la creación de una nueva área marina protegida en la Provincia de Chubut: el norte del golfo San Jorge. *Technical report, Centro Nacional Patagónico*, Puerto Madryn (Argentina), 27 pp.
- Yorio, P. (2009). Marine protected areas, spatial scales, and governance: implications for the conservation of breeding seabirds. *Conservation Letters*, 2(4), 171-178.

ANNEXES

Annex I. Total abundance, density and dry weight biomass of zooplankton community in 14 stations of the San Jorge Gulf (SJG) during summer of 2014. Mean \pm standard deviation for the entire SJG are presented

Station	Abundance (ind. m ⁻²)	Density (ind. m ⁻³)	Biomass (mg m ⁻²)	Biomass (mg m ⁻³)
G01	156928	1837	1803	20
G04	163799	2058	4454	49
G05	116420	1493	492	6
G06	145564	1617	1189	13
G07	83609	836	751	8
G09	196718	3132	2332	27
G10	167826	4416	1672	44
G11	55356	668	583	7
G12	152278	1794	1058	12
G13	161014	1845	1771	20
G14	425469	5006	3599	42
G15	139492	1409	1688	17
G16	195713	2276	1871	22
SF14	385223	4440	3248	36
Mean	181814 \pm 102515	2344 \pm 1372	1893 \pm 1127	23 \pm 14

II

Annex II. Estimates of total biomass in 14 stations of the San Jorge Gulf during austral summer of 2014. DW = dry weight; WW = wet weight; C = carbon content; DV = displacement volume; cc = cubic centimeter. Linear regressions equations were taken from Wiebe *et al.* (1972)

Stations	mg DW m ⁻²	mg DW m ⁻³	mg WW m ⁻³	mg C m ⁻³	cc DV m ⁻³	mm ³ DV m ⁻³
G01	1803	20	168	6	0.19	192
G04	4454	49	380	15	0.41	406
G05	492	6	57	2	0.07	71
G06	1189	13	112	4	0.13	133
G07	751	8	67	2	0.08	82
G09	2332	27	220	8	0.25	246
G10	1672	44	341	13	0.37	368
G11	583	7	61	2	0.08	76
G12	1058	12	106	4	0.13	126
G13	1771	20	166	6	0.19	189
G14	3599	42	329	13	0.36	356
G15	1688	17	142	5	0.16	165
G16	1871	22	178	7	0.20	202
SF14	3248	36	284	11	0.31	311

Annex III. Mean trophic levels \pm standard errors of the most representative zooplankton taxa in the San Jorge Gulf during summer of 2014

Zone	Taxa	Trophic level
North	<i>Ctenocalanus vanus</i>	2.0 \pm 0.2
	<i>Paracalanus parvus</i>	2.3 \pm 0.1
	<i>Acartia tonsa</i>	2.5 \pm 0.5
	<i>Oithona helgolandica</i>	1.8 \pm 0.2
	<i>Calanoides carinatus</i>	2.2
	Copepodite	2.2 \pm 0.4
	<i>Sagitta</i> sp.	3.2 \pm 0.01
	<i>Oikopleura</i> sp.	1.6 \pm 0.2
	Euphausiids	2.6 \pm 0.03
Center	<i>Ctenocalanus vanus</i>	3.6 \pm 0.5
	<i>Paracalanus parvus</i>	2.9 \pm 0.4
	<i>Acartia tonsa</i>	3.1 \pm 0.3
	<i>Oithona helgolandica</i>	2.9 \pm 0.3
	Copepodite	3.1 \pm 0.2
	<i>Sagitta</i> sp.	3.6 \pm 0.9
	<i>Oikopleura</i> sp.	2.1 \pm 0.1
	Euphausiids	3.4 \pm 0.2
South	<i>Ctenocalanus vanus</i>	4.1 \pm 0.2
	<i>Paracalanus parvus</i>	4.5 \pm 0.4
	<i>Acartia tonsa</i>	4.7 \pm 0.4
	<i>Oithona helgolandica</i>	4.2 \pm 0.3
	<i>Drepanopus forcipatus</i>	4.0 \pm 0.1
	<i>Calanus australis</i>	4.2 \pm 0.8
	Copepodite	4.1 \pm 0.3
	<i>Sagitta</i> sp.	4.4 \pm 0.2